Der Stilplan der Bivalven.

(Vorstudien zu einem natürlichen System der Muscheln.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen

philosophischen Fakultät der Friedrich-Alexanders-Universität Erlangen

vorgelegt von

Richard Schwarz

aus Wien.

ACAD. LUGD BAT. BIBL

Tag der mündlichen Prüfung: 8. Juli 1907.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1908.

182

Sonderabdruck aus Morphol. Jahrbuch. Bd. XXXVIII. Heft 1.

Obgleich der Bauplan der meisten Typen unter den wirbellosen Tieren während der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts aufgedeckt worden ist, sind die Bivalven recht wenig nach dieser Richtung untersucht worden. Gegenüber der umfangreichen Literatur, welche der Morphologie und der Entwicklungsgeschichte der Schnecken und Tintenfische gewidmet ist, treten die anatomischen Abhandlungen über die Muscheln unscheinbar zurück. Unsre Kenntnisse sind weit davon entfernt, auf moderner morphologischer Höhe zu stehen, und es wird noch viel Mühe kosten, bis der einigermaßen befriedigende Einblick gewonnen ist. Die Freude an den leeren Kalkgehäusen hat für diese Tiergruppe die Betrachtung des Weichkörpers so sehr in den Hintergrund gedrängt, daß die Frage nach dem anatomischen Stilplan und der Stellung, welche man den verschiedenen Muschelarten geben soll, um ihre ähnlichen Formeigenschaften sicher aufzufinden, in den letzten Jahrzehnten kaum erörtert ward. Aber die Notwendigkeit ihrer Lösung ist in sehr früher Zeit der wissenschaftlichen Entwicklung gefühlt worden. Mit dem Augenblick, als man daran ging, die Muscheln nach systematischen Prinzipien zu beschreiben, war auch das Bedürfnis offenbar, die Schalen in einer bestimmten, durch Übereinkommen geregelten Stellung zu betrachten. Die ersten Versuche fallen schon in die Mitte des 18. Jahrhunderts. (Linné, 1753.) Am Anfange

des 19. Jahrhunderts mehrten sich die Bestrebungen um ein endgültiges Resultat; aber nach dem Jahre 1860 hat man sich weniger um die Aufgabe gekümmert, weil eine allgemein befriedigende Lösung gefunden schien. Man hat sich seitdem daran gewöhnt, die Muscheltiere so abzubilden, daß der Klaffrand der Schale nach unten und der Schloßrand nach oben schaut. Doch sind damit nicht alle Schwierigkeiten beseitigt.

Ehe ich auf die mir bekannten Orientierungsversuche näher eingehe, will ich in einer kurzen Betrachtung zu begründen versuchen, warum für die vergleichende Betrachtung eine bestimmte Stellung der Muscheltiere wünschenswert ist.

Wohl kaum eine andre Tiergruppe ist durch einen solchen Reichtum bizarrer Formen ausgezeichnet wie die Muscheln. Das in der gesamten organischen Welt erkennbare Streben der Natur, ihrer schöpferischen Tätigkeit das Gepräge reichster Mannigfaltigkeit zu verleihen, tritt in dieser Gruppe auffallend zutage. Hier begegnen wir Arten, die auf den ersten Blick nur unterscheidende Merkmale aufzuweisen und zueinander im schärfsten Formkontrast zu stehen scheinen. Ich brauche bloß Formen wie *Malleus*, *Crenatula*, *Placuna*, *Solen* zu nennen, und die Notwendigkeit einer Orientierung ist ohne weiteres motiviert. Denn jeder Anatom wird fragen: Wo sind die homologen Punkte des Körpers, welche es ermöglichen, die ähnlichen Merkmale richtig abzulesen, und wie muß man die verschiedenen Arten legen, um die übereinstimmenden Körperregionen rasch und bequem zu erkennen?

Betrachten wir dagegen andre Tiergruppen, so versteht sich die Orientierung ihrer Individuen von selbst und zwar aus verschiedenen Gründen. Fürs erste ist in vielen Klassen, wie bei Reptilien, Vögeln, Säugern, Insekten, die Lage des ruhenden oder des bewegten Körpers durch die Stellung der Gliedmaßen ein für alle Male fixiert. Fürs zweite bietet ihre Beobachtung keinerlei Schwierigkeit. Da sie uns infolge ihrer allgemeinen Verbreitung sozusagen auf Schritt und Tritt begegnen, hat sich schon das ungeübte Auge des Laien daran gewöhnt, die ihnen von der Natur verliehene Stellung als unabänderliches Gesetz anzuerkennen. Dasselbe ist uns so in Fleisch und Blut übergegangen, daß man überhaupt nicht mehr daran denkt, eine besondere Orientierung für sie zu suchen. Niemand wird einen Augenblick im Zweifel sein, wie er Säugetier, Vogel, Reptil zum Zwecke der vergleichenden Betrachtung stellen soll.

Bei den Muscheln liegen die Verhältnisse ganz anders. Da

ihnen eigentliche Extremitäten fehlen, begegnen wir ihren Arten in sehr verschiedenen Stellungen, eine Tatsache, die durch die außerordentlich wechselnden Lebensbedingungen begründet ist. Die einen Arten sind annähernd senkrecht im Sande eingegraben, andre liegen horizontal auf einer Schalenfläche, wieder andre sind in verschiedener Neigung durch einen Byssus befestigt; die freischwimmenden Formen ermangeln überhaupt einer festen Stellung.

Ferner ist die Betrachtung der Muscheln recht schwer; um die lebenden Tiere kennen zu lernen, muß man an die Meeresküste reisen, da die wenigen Süßwasserformen nur einen verschwindenden Teil der gesamten Muschelklasse ausmachen.

Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, daß die Muscheltiere von Schalen bedeckt sind, die den eigentlichen Körper, d. h. alle anatomischen Merkmale unsichtbar machen. Man ist deshalb früher im Zweifel gewesen, wo das vordere und hintere Ende, die rechte und linke Seite des Tieres zu suchen seien. Wenn auch diese elementaren topographischen Bestimmungen längst gefunden wurden, so ist doch die richtige Orientierung der Muscheltiere für den morphologischen Vergleich noch nicht dargelegt, insbesondere hat man nicht versucht, die Schalen durch den Weichkörper zu beurteilen.

I. Historische Übersicht der alten Orientierungsversuche.

Bei dem ersten Versuche systematischer Beschreibung empfand Linné 1753 die Notwendigkeit, die damals bekannten Formen in eine gleichartige Stellung zu bringen, um die Schilderung der gemeinsamen Eigenschaften zu vereinfachen. Seine Lösung der Aufgabe war freilich durchaus verkehrt. In Unkenntnis vom Bau des Tieres selbst stellte er die Wirbel der Schale auf eine Horizontalebene so (Textfig. 4), daß der Klaffrand der Schale nach oben, das Ligament nach vorne und die Lunula nach hinten zu liegen kam. Die uns heute ganz absonderlich anmutende Orientierung erklärt sich dadurch, daß er die Lunula der Schale für die Afterstelle des Tieres hielt und sie nach Analogie des menschlichen Körpers abwärts richten zu müssen glaubte. Durch eine falsche Parallele zwischen den Formmerkmalen des Schalenrückens und den äußeren weiblichen Geschlechtsteilen hatte er Vorder- und Hinterseite verwechselt[1]. Linnés Methode war so naturwidrig, daß mit Ausnahme

[1] Karl v. Linné, Systema naturae. XII. Editio. 1767. Tom. I. Pars II. pag. 1070. ... et ut intueatur in Veneris Conchis vividis lectis testarum nativa

von Lamarck, Bruguière und Bosc fast kein Naturforscher ihr beipflichtete.

Einen besseren Vorschlag machte 1825 H. M. Ducrotay de Blainville, weil er sich nicht mehr auf die einseitige Betrachtung der Schale allein beschränkte, sondern das darin lebende Tier in Betracht zog. Er meinte, man solle die Muscheln in jener Stellung (Textfig. 1, 2, 3) beschreiben, die sie einnehmen würden, wenn sie vor dem Beobachter dahinkröchen. Dabei sei es gleichgültig, ob die Art freibeweglich oder durch eine festsitzende Lebensweise ausgezeichnet sei, ob sie sich durch einen Byssus befestige oder mit einer Schalenhälfte auf der Unterlage festwachse.

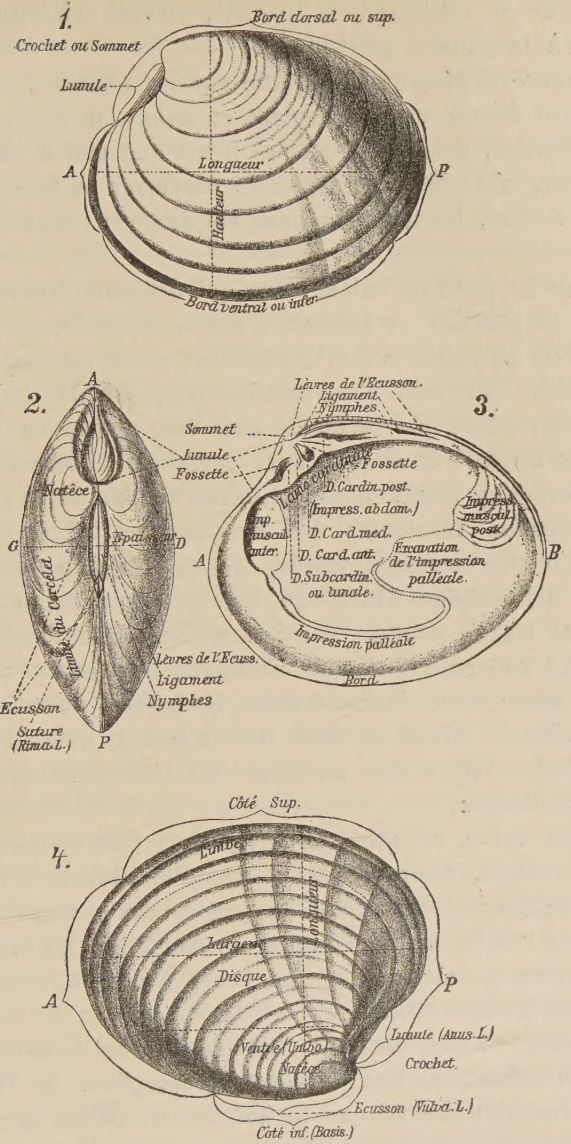
«Il faut savoir dans quelle position on doit placer la coquille pour l'étudier, soit dans ses différentes parties. (1, S. 275.) Nous avons déjà annoncé que, pour prendre un point de départ invariable, nous supposerions la coquille recouvrant l'animal, et celui-ci marchant devant l'observateur, la tête en avant, quoique réellement beaucoup de ces animaux ne changent pas de place, et qu'ils affectent quelquefois une position determinée sur le flanc, ou même la tête en bas. Alors la coquille sera placée sur la tranche d'avant en arrière, de manière que ses sommets soient presque toujours en haut et très-rarement en avant, le ligament entre le sommet et l'observateur: dans cette position, la partie opposée aux sommets sera inférieure, et les deux extrémités du diamètre perpendiculaire à cette direction seront, l'une en avant et l'autre en arrière. Linné, Bruguière, M. de Lamarck, Bosc, supposent la coquille dans une position tout-à-fait et exactement opposée, c'est à dire, reposant sur les sommets, l'ouverture en haut et le ligament en avant.»

Diese Vorstellung gewährt auch den Vorteil, die rechte und linke Körperseite leicht zu bestimmen.

(1, S. 290.) «D'après leur position sur le corps de l'animal les valves se divisent en droite et en gauche. La droite, valvula dextra, est pour moi celle qui occupe la droite de l'animal supposé marchant devant l'observateur, dans quelque position qu'il se fixe

---

paria, determinatam figuram, valvulas illarum sinistras et dextras, aequales l. inaequales, aequilaterales l. inaequilaterales; interius dentatos Cardines inter Nates infimos Umbonum tumentium; inferius Ani impressuram, anterius Vulvae rimam, Labiis Nymphisque conniventem, Hymene obtectam, Pube interdum cinctam; harum Limbus exterior circumscribitur Margine integerrimo, crenulato f. dentato: superiore ante vulvam; posteriore pone anum; exteriore natibus opposito.



Erklärung zur Textfig. 1—4.

Abbildungen von H. M. D. v. Blainville zur Erläuterung der Normalstellung der Muscheln (Kopie der Taf. 3 seines »Manuel de Malacologie et de Conchyliogie«).

Fig. 1 linke Seitenansicht. Fig. 2 Rückenansicht. Fig. 3 Innenansicht der rechten Schale von *Cytherea Chione*. Fig. 4 linke Seitenansicht derselben Muschel in der falschen, von Linné und Lamarck gewählten Stellung.

d'ailleurs; et au contraire, la gauche, valvula sinistra, celle qui est placée à la gauche de l'animal.

Linnaeus en plaçant la coquille sur les sommets, et en arrière la lunule qui devroit être réellement en avant, se trouve, par cette double indication, donner les mêmes noms que moi a chaque valve, au lieu que, s'il s'était contenté de renverser la coquille du bord dorsal au ventral, les dénominations seroient en sens inverse des miennes.

J'avoue ne pas trop entendre ce qui dit Bruguière à ce sujet, que, dans la position où Linnaeus met la coquille, la valve droite correspond au côté gauche de l'observateur et au contraire la gauche au côté droit; car cela n'est certainement, à moins qu'il n'ait fait la juste observation, que la lunule doit être placée en avant, et le ligament en arrière; et alors il aura parfaitement raison.«

Der Vorschlag Blainvilles ist unzweifelhaft durch das Studium der Gasteropoden veranlaßt; das Muscheltier wird in der Stellung gedacht, die es einnehmen würde, wenn es gleich den Schnecken auf einer horizontalen Unterlage kriechen und seine Schale auf dem Rücken tragen würde. Blainville verfolgte damit eine sehr gute Absicht und bahnte einen mächtigen Fortschritt an; denn er versuchte durch den einleuchtenden Gedanken zuerst Vergleichspunkte zwischen Bivalven und Gasteropoden aufzudecken. Den morphologischen Wert der paarigen Schalenklappen beurteilte er in folgender Weise:

»Chaque valve, régulière ou irrégulière, peut-être réellement et avec juste raison, comparée à une coquille univalve, recouvrante, qui seroit en général fort plate ou peu concave, mais qui, au lieu d'être placée sur le dos de l'animal, le seroit sur les côtés: on doit donc y trouver un sommet et une base, une face externe et convexe, et une interne concave.«

Deshayes hat sich ebenfalls mit dem Probleme beschäftigt, aber über seine Orientierung nicht direkt ausgesprochen. Er folgt keineswegs dem Beispiel Linnés und es hat den Anschein, als ob er auch von Blainville abweichen will; denn er stellt in seinem Atlas zu Cuviers »Règne animal« die Abbildungen der Muschelschalen so, daß Buckel und Schalenband nach der linken Tafelseite, der Klaffrand nach der entgegengesetzten Kante schaut. Der ganze Unterschied gegenüber der Blainvilleschen Orientierung liegt jedoch nur darin, daß dort der Schloßrand der Schale dem oberen, bei Deshayes dem seitlichen Tafelrand parallel gerichtet ist. Ich glaube daher,

daß es Deshayes lediglich darum zu tun war, eine Variante der Blainvilleschen Orientierung zu geben, damit man nicht sagen könnte, er sei direkt dem Beispiele seines berühmten Kollegen gefolgt.

Alcide Orbigny hat an den eben besprochenen Vorschlägen Anstoß genommen, weil sie die natürliche Stellung des lebenden Tieres zu wenig berücksichtigen. Er sagt (9, S. 212):

»Il faut à mon avis, en toutes circonstances donner aux êtres dans les figures, qui les représentent, une position analogue à celle, qu'ils ont l'habitude de prendre dans les diverses phases de leur existence.« Das ist unzweifelhaft eine sehr richtige Forderung, aber sie ist nicht für alle Zwecke bindend. Der Biologe wird ihr unbedingt beistimmen, während der vergleichende Anatom sie direkt verwerfen muß. Orbigny hat sich um diesen kritischen Einwand nicht gekümmert, überhaupt mehr geologische Interessen als anatomische Gesichtspunkte zu wahren gesucht. Er sah nicht ein, weshalb man die allgemein gültige Regel, daß die natürliche Stellung eines Tieres auch in den Abbildungen desselben beizubehalten sei, nicht mit gleichem Rechte auf die Muscheln übertragen sollte, und verspottet die Versuche seiner Vorgänger durch den Hinweis auf das Unsinnige des Beginnens, ein Säugetier, einen Vogel, ein Reptil anders abzubilden, als es seiner natürlichen Stellung entspricht. Man müsse berücksichtigen, daß die verschiedenen Lebensbedingungen verschiedene natürliche Stellungen der Muscheln im Gefolge hätten, die er mit folgenden Leitsätzen bezeichnet:

Wenn die Schalen wirklich oder fast symmetrisch sind, so sind die Tiere entweder annähernd senkrecht im Sande eingegraben, oder sie sind durch einen Byssus befestigt; daher müsse man sie in der Vertikalstellung betrachten.

Die Arten mit asymmetrischen Schalen verhalten sich zu den symmetrischen Formen, wie die Pleuronecten zu den übrigen Fischen. Sie liegen auf einer Körperseite und sind durch Byssusfäden oder die Kalkmasse der Schale selbst auf der Unterlage fest geankert. Daher könne man nicht von einer rechten und linken, sondern nur von einer oberen und unteren Klappe sprechen. Für alle Muscheln mit symmetrischen oder wenig asymmetrischen Schalen ist also die Vertikalstellung (die Siphonen nach oben, der Mund nach unten schauend) gesetzmäßig, dagegen die Horizontalstellung (der Mund auf der einen, der After auf der andern Seite) für alle asymmetrischen Arten.

Die Berücksichtigung der natürlichen Normalstellung soll nach seiner Ansicht dem Geologen zuverlässige Hilfsmittel an die Hand geben, um zu erkennen, ob die fossilen Muscheln in ihrer natürlichen Stellung gefunden werden, ob sie gerollt oder einfach »deplacés« sind, kurz um die Lagerung der Schichten zu bestimmen in dem Augenblick, als die Tiere von neuen Niederschlägen bedeckt wurden.

So einleuchtend die Idee Orbignys anfangs erscheinen mag, sie muß doch schroff verworfen werden, weil sie nach keiner Richtung hin systematische Vorteile gewährt. Wollte man seinen Gesichtspunkt streng durchführen, so würden die beiden von ihm vorgeschlagenen Gruppenbegriffe gar nicht ausreichen. Denn eine große Zahl symmetrischer oder fast symmetrischer Formen sind oft senkrecht, oft schräg im Sande eingegraben, wechseln überhaupt ihre Lage. Man bräuchte also fast für jede Art eine eigene Orientierung, die ihrer spezifischen biologischen Gewohnheit entspricht. Auch ist es schwer, eine liegende Muschel richtig zu zeichnen, weil die perspektivische Verkürzung das Bild unklar machen würde. Man müßte wenigstens zwei Figuren für jede Art, eine Ansicht des liegenden Tieres und eine Ansicht der Schalenfläche fordern. Bei schwimmenden Formen, wie bei *Pecten* und *Lima* versagt sein Prinzip vollständig.

Die Vorteile, die sich Orbigny und später Pictet von seiner Methode für den Geologen und Paläontologen versprach, schlägt er entschieden zu hoch an. Will man nämlich aus der Lage einer fossilen Muschel im Gestein auf eine stattgefundene Schichtenumlagerung schließen, so muß man doch vor allem wissen, ob alles so gemütlich abgelaufen ist, daß die Muschel im Augenblicke ihrer Bedeckung durch schlammige Niederschläge am Leben war und ihre natürliche Stellung ruhig beibehalten konnte.

Vaillant glaubte 1865 eine bessere Lösung in dem Gedanken gefunden zu haben, daß die Richtung des zuführenden Wasserstromes die normale Achse des Tieres angebe; sie ist zugleich in der Richtung der Siphonen ausgedrückt. Man kann nun die Muscheln nach dem Beispiel von Deshayes so stellen, daß der Wasserstrom von unten nach oben aufsteigt; die letzte Spur des Kopfes, die durch den Mund kenntlich ist, würde nach oben schauen, also die Muschel orientiert sein nach dem Prinzip, wie man auch andre Tiere anzusehen gewohnt ist. Für beschreibende Zwecke zieht er dagegen die Methode von Blainville vor; wenn man auch zugeben müsse, daß

sie nicht der wahre Ausdruck der normalen Stellung der Muscheln ist, so gewähre sie doch den Vorteil, daß sie die Muscheln in einer Stellung betrachtet, welche den Vergleich mit den Nachbargruppen erleichtert. Für anatomische Figuren wähle man aber besser die andre Stellung, welche der physiologischen Achse des zuführenden Wasserstromes entspricht.

Nach dem Jahre 1865 verstummt die Diskussion über die zweckmäßigste Orientiernng der Muscheln. Lacaze-Duthiers schloß sich, ohne viele Worte zu machen, der Blainvilleschen Methode an, und seitdem gilt die Senkrechtstellung der Medianebene des Tieres als selbstverständliche Regel. Lacaze-Duthiers spricht sich in folgender Weise aus (5, S. 168): »Pour poser l'animal, on place en haut la charnière de la coquille, en bas le bord libre, et en avant l'extrémité qui correspond à la bouche. Dans cette position, le Mollusque a un côté droit, un côté gauche etc. Il est important de se rappeler, que c'est à cette position que seront rapportées toutes les directions.«

II. Kritische Erwägungen.

Die historische Rückschau lieferte uns deutliche Beispiele dafür, daß eine bestimmte Frage im Denken verschiedener Menschen eine recht verschiedene Gestalt annehmen und scharf kontrastierende Lösungen finden kann. Eigentlich muß man sich darüber wundern, daß es so lange dauerte, bis die rationelle Methode für den morphologischen Vergleich gefunden wurde; der Grund ist jedoch heute leicht einzusehen. Den meisten eben geschilderten Vorschlägen (abgesehen von Linné und Deshayes) ist die rein physiologische Auffassung gemeinsam, welche die Tätigkeit des Tieres betont. Blainville denkt sich alle Arten in kriechender Bewegung. Orbigny will lieber bei der Ruhestellung verweilen, Vaillant betont zwar nicht die aktive Bewegung des Tieres, sondern die von diesem erzeugte Strömung des umgebenden Wassers, d. h. den in die Mantelhöhle eintretenden Wasserstrom, und glaubt, so die wahre physiologische Achse des Tieres zu bestimmen.

Einen bleibenden Wert konnten alle diese Versuche nicht gewinnen; denn ihnen ist der Mangel der Einseitigkeit offensichtlich aufgeprägt. Sie übertreiben die Bedeutung einer an und für sich beachtenswerten Lebenserscheinung, um daraus ein taxonomisches Merkmal zu machen, das den von den Autoren gewünschten universellen Zwecken nimmermehr dienen kann. Dem modernen Zoologen

muß der einseitig physiologische Standpunkt durchaus verfehlt erscheinen.

Die Lösung des Problems wurde trotzdem von Blainville angebahnt. Man braucht bloß den Nachdruck nicht auf die Ortsbewegung des Tieres, sondern auf die senkrechte Stellung der kriechend gedachten Muschel zu legen. Dadurch lernte man mit Lacaze-Duthiers die Medianebene des Körpers zum Maßstab nehmen und als die drei Bestimmungspunkte derselben Schloßrand, Mund und After wählen. Auf die Mediane lassen sich sämtliche Organe der bilateral symmetrisch gebauten Muscheln ohne weiteres beziehen und genau nach Form und Lage bestimmen; es ist dabei ganz gleichgültig, welche Stellung die lebenden Tiere einnehmen, ob sie sich senkrecht oder schräg im Sande eingraben, ob sie horizontal oder unter einem beliebigen Winkel gegen die Horizontale auf einer Körperseite liegen.

Durch diesen einfachen Vorschlag wurde die anatomische Betrachtung unabhängig von der Zufälligkeit der Lebensgewohnheiten und vermochte die Eigenart vieler Tausende von Species unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu fassen. Aber die allgemeine Orientierung der Muscheln nach der Medianebene kann nur als erste Vorbedingung für die erschöpfende morphologische Analyse betrachtet werden. Man muß einen Schritt weitergehen und durch genauen Vergleich der verschiedenen Gattungen die Art und Weise festzustellen suchen, wie die einzelnen Organe, wie die allgemeine Körperform modifiziert ist, so daß es möglich wird, auch die bizarr gestalteten Muschelarten unter den Begriff des gemeinsamen Grundtypus zu bringen.

Wer die Literatur über die Bivalven mustert, wird zugeben, daß in dieser Richtung sehr wenig geleistet worden ist. Immer noch überwiegt die Einzelbeschreibung und die Unterscheidung der Gattungen und Arten, aber die anatomischen Tatsachen sind abgesehen von einigen neueren Forschern (Grobben, Stempell) recht stiefmütterlich behandelt.

Schon der Anblick der leeren Schalen deutet darauf hin, daß verschiedene Körperzonen in verschiedener Weise entwickelt sind. Man braucht nur *Mytilus* und *Cytherea* nebeneinander zu legen, um zur Vermutung zu gelangen, daß das Areal der *Mytilus*-Schale um bestimmte Bezirke kleiner ist als dasjenige der *Cytherea*. Daher darf man nicht ohne weiteres den Schalenrand sämtlicher Muscheln für homolog halten.

Das Beispiel beleuchtet klar meine Absicht, und man wird begreifen, daß zur Lösung der neuen Frage die Orientierung in der Medianebene unmöglich ausreichen konnte. Nachdem alle Muscheln gleichsinnig in der Medianebene orientiert waren, mußte ich mich fragen, in welche Neigung ich die einzelnen Arten bringen sollte, um sie am geeignetsten zu vergleichen, d. h. ihre ähnlichen und unterscheidenden Merkmale bequem abzulesen.

Der bisherigen Gewohnheit folgend ließe sich versuchen, durch das Studium der Kalkschalen allein gemeinsame Merkmale zu gewinnen. Man könnte z. B. die beiden Buckel, das Schloß und das Schalenligament als feste Punkte, den Schalenumriß dagegen als das leichter veränderliche Element ansehen. So würden sich ungefähr folgende Formengruppen bilden lassen: Die Schale von *Cytherea Chione* könnte wegen ihres einfachen Umrisses als Ausgangspunkt (Taf. VII Fig. 1) dienen. Daran würde sich die Schale von *Arca* (Taf. VII Fig. 2) reihen, deren Oralrand wenig abgestutzt ist, während der Analrand stärker ausgezogen ist. *Arca* würde das Verständnis der dreieckigen Schalen von *Mytilus* und *Pinna* (Taf. VII Fig. 3, 4) vermitteln, wenn man sich vorstellt, daß die orale Zone der *Arca*-Schale noch stärker in schräger Richtung beschnitten sei.

Eine andre Formenreihe ließe sich von *Cytherea* zu *Cardium* und *Cardium cardissa* (Taf. VII Fig. 5, 6) bilden durch den Gedanken, daß der sagittale Abstand des oralen und analen Schalenrandes abnimmt, die dorso-ventrale Höhe und die transversale Wölbung dagegen wächst.

In andrer Weise sind die Schalen von *Tridacna* und *Hippopus* (Taf. VII Fig. 8, 9) modifiziert; hier scheint der dorsale Oralrand vor dem Buckel länger ausgezogen und etwas eingedrückt. Endlich zeigt *Pecten* (Taf. VII Fig. 7), daß sich die Schalenfläche in einem symmetrischen Bogen um den Buckel entfalten kann, während die beiden Schalenhälften asymmetrisch gewölbt werden.

So einleuchtend eine derartige Anreihung anfangs erscheinen mag, schärfere Kritik wird rasch ihre Unhaltbarkeit erweisen, weil sie nur auf die äußerlichen und oberflächlichen Merkmale Bezug nimmt und die eigentliche Organisation des Tieres gar nicht berücksichtigt. Der gleiche Vorwurf ist gegen jene Anordnung zu erheben, welche nach der Beschaffenheit des Schlosses die Gruppen der Heterodonten, Desmodonten usw. definiert.

Nachdem ich erkannt hatte, daß an den Schalen zu wenig Anhaltspunkte für die objektive Orientierung der Muscheltiere zu finden

seien, wandte ich meine Aufmerksamkeit dem genauen Studium der inneren Organisation einer großen Zahl von Arten zu. Da die äußere Form des Weichkörpers noch sehr wenig behandelt worden ist, suchte ich mir eine lebendige Anschauung desselben zu verschaffen, indem ich großen gut konservierten Muscheln, die von der zoologischen Station in Neapel und der biologischen Anstalt in Helgoland bezogen waren, die linke Schale mittels Salpetersäure zerstörte und den linken Mantellappen so weit wegschnitt, daß ich einen Einblick in den Mantelraum und die dort liegenden Organe gewann (vgl. Taf. VII Fig. 10—17 und Taf. VIII Fig. 18—29). Zum bequemen Vergleich sind alle Abbildungen meiner Präparate im gleichen Sinne dargestellt. Man blickt stets auf die linke Seite des untersuchten Tieres. Selbstverständlich bemühte ich mich auch, eine deutliche Vorstellung von der Anordnung der im Weichkörper geborgenen Organe zu erwerben. An Stelle der früher üblichen Sectionen habe ich in ausgedehntem Maße die Schnittmethode verwendet, und zwar habe ich, soweit es möglich war, recht kleine Individuen hauptsächlich auf Längsschnitte, zum Teil auf Querschnitte verarbeitet. Solche Schnittserien ermöglichen es, mit einem verhältnismäßig geringen Aufwand an Mühe und Zeit ein genaues Bild des inneren Körperbaues, insbesondere der topographischen Beziehungen zwischen den Organen zu gewinnen, so daß man auf die spärlichen älteren anatomischen Abbildungen leicht verzichten kann.

Ich füge hier ein alphabetisch geordnetes Verzeichnis meiner Schnittserien bei:

Anodonta cellensis	1 S.	*Lithodomus dactylus*	1 S.
Anomia ephippium	6 S.	*Lucina lactea*	1 S.
Arca lactea	3 S.	*Lyonsia norvegica*	1 S.
Arca Noae	1 S.	*Mactra stultorum*	1 S.
Astarte fusca	3 S.	*Mactra subtruncata*	1 S.
Avicula hirundo	2 S.	*Modiola barbata*	1 S.
Cardium oblongum	3 S.	*Mytilus edulis*	3 S.
Cardium papillosum	1 S.	*Ostrea edulis*	3 S.
Chama spec.	1 S.	*Ostrea plicata*	1 S.
Corbula gibba	3 S.	*Pandora inaequivalvis*	1 S.
Cyclas spec.	2 S.	*Pecten jacobaeus*	1 S.
Cyprina islandica	1 S.	*Pecten opercularis*	7 S.
Cytherea rudis	2 S.	*Pinna nobilis*	1 S.
Donax semistriatus	2 S.	*Pholas dactylus*	1 S.
Galeomma Turtonii	1 S.	*Saxicava rugosa*	1 S.
Gastrochaena dubia	1 S.	*Scrobicularia alba*	2 S.
Leda commutata	1 S.	*Solen legumen*	1 S.
Lima inflata	6 S.	*Tapes decussatus*	2 S.

Tellina nitida	1 S.	*Venus ovata*	2 S.
Tellina pulchella	1 S.	*Venus verrucosa*	1 S.
Thracia papyracea	1 S.	*Unio batavus*	2 S.

Über die angewandte Technik ist wenig zu sagen. Ich entkalkte die Muscheln in schwacher Salpetersäure, wusch mit Wasser aus, entfernte das Wasser durch steigende Alkoholreihe, bettete in Paraffin ein. Die Serien wurden auf dem Objektträger mit Hämalaun und Kongorot nach ZANDER gefärbt und in Balsam montiert.

III. Allgemeine Schilderung des Weichkörpers.

Die Beschäftigung mit den leeren Kalkgehäusen der Muscheln hat uns allen den Gedanken vertraut gemacht, daß ihre Schalen ein Paar symmetrischer Klappen seien, die durch das Schloßband zusammengehalten und durch die Schloßzähne gelenkig miteinander verbunden werden. Diese Vorstellung hat auch die Beschreibung des Weichkörpers beeinflußt, indem meistens die Anschauung vertreten wird, daß innerhalb der beiden Schalen die paarigen Mantellappen und zwei Paare von Kiemen symmetrisch vom Eingeweidesacke in den Schalenraum herabhängen.

In andrer Fassung ward derselbe Gedanke durch den Vergleich des Muschelbaues mit einem Buche ausgedrückt, welcher, soviel mir bekannt ist, von BRONN[1] zum erstenmal gebraucht und seitdem vielfach wiederholt worden ist. »Ein allgemeines Bild von einem Blätterkiemener kann man sich entwerfen, indem man sich ein in eine Decke gebundenes Buch vorstellt: mit dem Rücken nach oben und mit dem Kopfende nach vorn gewendet. Denn die zwei Decken entsprechen rechts und links den zwei Klappen der kalkigen Muschel, die zwei nächstfolgenden Blätter von beiden Seiten dem Mantelblatte des Tieres, das dritte und vierte Blatt jederseits den zwei Paar Kiemenblättern desselben und der noch übrige innere Teil des Buches dem Körper des Tieres. Doch nehmen diese Blätter vom äußersten an auf jeder Seite bis zum Körper an Umfang ab, so die zwei gewölbten Schalenblätter als die größten alle übrigen, wie der Mantel die Kiemenblätter, ringsum einschließen. Alle diese Teile sind längs dem oberen Rande wie die Blätter eines gebundenen Buches miteinander verwachsen.«

Der Vergleich erscheint treffend und gut beim ersten Anhören und vorausgesetzt, daß man im Binnenlande lebt. Aber sobald man

[1] BRONN, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. 1. Abth. S. 327. 1862.

die Anatomie einer größeren Anzahl von Meeresmuscheln genauer untersucht, sieht man ein, daß er eigentlich bloß für unsre einheimischen Najaden des Süßwassers, dagegen schlecht auf die im Meere lebenden Arten paßt. Es geht daher nicht an, ihn als schematisches Bild für die Beschreibung der Muschelorganisation zu verwenden, und es kann gar nichts schaden, vielmehr eine Ergänzung bedeuten, wenn ich im Gegensatze zu der konventionellen Vorstellung einmal den umgekehrten Weg einschlage und dem Gedanken des kulissenartigen Muschelbaues die Idee des einheitlichen Körpers entgegenstelle.

Ich will damit nicht leugnen, daß die zweiklappige Schale die Form des Weichkörpers in gewissem Sinne widerspiegle, — ist sie doch ein Absonderungsprodukt der Haut des Muscheltiers und liegt derselben innig an. Man kann daher aus der Schalenform mit gutem Rechte auf die äußere Gestalt des Weichkörpers zurückschließen. Ich meine nur, es sei nicht unbedingt notwendig, den zweiklappigen Charakter an den andern Körperteilen ebenso stark hervorzuheben. Der Ausdruck »Lamellibranchiata« (Blainville, 1816) wird ebensowenig den Eigenschaften der ganzen Klasse gerecht. Je mehr Formen man kennen lernt, um so weniger erscheint er zutreffend. Das von Pelseneer aufgestellte System ist ohnehin die schlagendste Widerlegung dieses Namens.

Ich habe mich deshalb bemüht, eine bessere Formvorstellung meiner Beschreibung zugrundezulegen und gehe jetzt dazu über, die wesentlichen Gesichtspunkte derselben zu erläutern.

Sobald man das Gehäuse einer Muschel entfernt und das nackte Tier ohne Erinnerung an die Schale betrachtet, wird man den Gedanken nicht von der Hand weisen können, daß der Weichkörper ein einheitliches Gebilde ist, das nur in sehr untergeordnetem Grade an ein Buch und dessen Kiemen nicht regelmäßig an Lamellen gemahnen. Obgleich man das bei den meisten Arten feststellen kann, sind doch etliche Beispiele greifbarer als andre. Darum ist es durchaus keine nebensächliche Frage, welche Art am besten als Ausgangspunkt für die Betrachtung gewählt wird.

Nach langen Erwägungen, die ich hier überschlage, habe ich mich dafür entschieden, stark gewölbte Formen, wie z. B. *Cardium*, in den Vordergrund der Untersuchung zu stellen. Ich hebe zunächst etliche, freilich allbekannte Eigenschaften der Herzmuschel (Taf. VII Fig. 5, 12) hervor, nämlich ihre kurze sagittale Längenausdehnung, die ungefähr der dorsoventralen Höhe gleichkommt, die stark kon-

vexe Lateralwölbung der Kalkklappen, die kräftige Entwicklung der Buckel und des Schlosses, sowie die deutliche Ausbildung der Lunula. Wenn man mit Hilfe schwacher Salpetersäure die Kalkschale entfernt, so spiegelt der nackte Körper die Schalenform wieder; er erscheint als der weiche, aus der Kalkkapsel befreite Kern von ungefähr linsenförmiger oder bikonvexer Gestalt, und trägt, was ich als das Wesentliche betone, durchaus nicht so sehr den Charakter der Zweiteilung, als man bei der Betrachtung des unverletzt in den Schalen liegenden Tieres erwarten möchte.

Für unsre Gedankenentwicklung empfiehlt es sich, zwei Zonen des Weichkörpers zu unterscheiden: eine solide dorsale Hälfte und ein hohles Ventralstück. Die erstere kann ich ruhig Körpermassiv nennen, da sie sich durch starke Breitenentwicklung auszeichnet und die geräumigen Abschnitte der Eingeweide, nämlich Leber, Magen, Herzbeutel, Herz, Nieren, Gonaden in sich faßt. Das Körpermassiv sendet medioventral einen bei *Cardium* (Taf. VII Fig. 12) cylindrischen, unten fingerförmig abgeknickten Fortsatz, den Fuß aus. Von seinem Seitenrande dagegen wölbt sich ein sackartiger Körperabschnitt nach unten, gleich einer kahnförmigen Glocke, und umspannt mit auffallend dünner Wand die vom Fuß zum Teil ausgefüllte Mantelhöhle, die in der ventralen Medianen durch den Mantelschlitz einen Ausgang nach außen besitzt. Die Mantelhöhle hat wichtige Bedeutung für das Leben der Muscheltiere; daher ist sie meist geräumig entfaltet und die dünne Mantelglocke mehr oder weniger stark aufgebläht.

Der Nacktkörper der Muscheln zerfällt also in zwei Hauptzonen, in das dorsale solide Körpermassiv und die ventrale hohle Mantelglocke. Als Grenze des Körpermassivs sehe ich die Verbindungslinie zwischen dem ventralen Rand der beiden Schließmuskeln (m_1, m_2) an. Die unter dieser Grenzebene liegende Mantelglocke soll das Scaphium heißen. Die darin eingeschlossene Mantelhöhle wird für die Organentfaltung des Tieres ausgenützt, indem Fortsätze des Dorsomassivs, nämlich Fuß, Kiemen und Mundlappen in die Höhle hereinragen. Der Fuß bzw. die Muskelhaube des Fußes füllt oft einen größeren Teil des Scaphiums aus, den man Pedalkammer nennen kann. Der hinter dem Fuße liegende Abschnitt des Scaphiums soll als Siphonalraum bezeichnet werden. Das gegenseitige Größenverhältnis der beiden Scaphialabschnitte ist großen Schwankungen unterworfen: Es hängt von der Entwicklung des Fußes ab; je größer der Fuß, desto kleiner wird

der vor und hinter ihm freibleibende Scaphialraum sein und umgekehrt.

Ebensowenig als das Dorsomassiv auf die oben gezogene begriffliche Grenze der Muskellinie beschränkt ist, bleibt die Mantelhöhle des Scaphiums rein unterhalb dem Massive entwickelt, sondern sie schickt paarige Seitenbuchten, die Mantelnischen, zu beiden Seiten des Dorsomassivs mehr oder weniger weit dorsal gegen die Schloßgegend in Gestalt flacher Hohlräume vor. Sie sind bei *Cardium* und andern lateral stark gewölbten Formen sehr deutlich entwickelt und treiben den Mantel in Form niedriger abgerundeter Kegel lateral auf. An der Schale ist der Abguß der in Rede stehenden Vorsprünge längst unter dem Namen »Umbo«, »Nabel«, »Buckel« bekannt. Daher werde ich im folgenden auch kurzweg den Ausdruck Buckelnische verwenden. Wegen der engen genetischen Beziehung zwischen Mantelfläche und Schale spiegelt die Form der Umbonen den Ausbildungsgrad der Buckelnischen wider. An vielen Beispielen werde ich später die Gesetzmäßigkeit der Tatsache belegen, daß der Schalenbuckel kräftig, sogar spiralig gewunden vorspringt, wenn die lateralen Buckelnischen der Scaphialhöhle ordentlich gewölbt sind, dagegen unbedeutend und kaum merkbar, wenn die Buckelnischen flach und klein bleiben.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Muscheln im Gegensatz zu den Gasteropoden und Cephalopoden wird durch die Betonung der Medianebene an der Oberfläche des nackten Leibes mittels auffallender plastischer Marken, des Schloßkammes, des Mantelspaltes und der Siphonen gebildet.

Der Schloßkamm (Taf. VIII Fig. 18) ist ein schmaler Längswulst in der dorsalen Mittellinie des Körpermassives, der sich längs der Schloßgegend zwischen die Schalen einschiebt und nach der Gestalt des Schlosses mit Gruben und Höckern modelliert ist. Von seiner Ausdehnung hängt die Größe des Schalenschlosses direkt ab.

Der Mantelspalt, der die Füllung der Mantelhöhle mit Wasser und das Herausstrecken des Fußes bedingt, ist ein medianer ventral konvexer Längsspalt und wohl ausgebildet an der ventralen Fläche des Scaphiums. Von hier biegt er sich sowohl anal wie oral nach der Rückenseite, d. h. gegen die beiden Schließmuskeln aufwärts, um dort in der Regel sein Ende zu finden. Das Körpermassiv setzt seiner weiteren Ausdehnung gewissermaßen Widerstand entgegen. So ist der Spalt ein Charakteristikum des ventralen Scaphiums und schneidet gerade in dessen Kielzone durch, wenn man im Vergleiche

bleiben will. Doch besteht eine Fortsetzung über die Schließmuskeln nach oben bis zum Beginn des Schloßkammes, nicht als eigentlicher Spalt, sondern als eine seichte, die paarigen Mantelränder trennende Mantelfurche.

Die mediane Differenzierung des Nacktkörpers, sei es als Schloßkamm oder Mantelspalt, bzw. Mantelfurche, bedingt die Trennung der vom Mantel abgesonderten Perlmutter- und Prismenschichten in paarige Kalkklappen; die Bildung der Schalencuticula dagegen wird nur vom Mantelspalt bzw. der Mantelfurche in trennendem Sinne beeinflußt. Denn soweit Mantelfurche und Mantelspalt reichen, sind symmetrische Grenzränder der Schalencuticula zu beobachten, während im Bereich des dorsalen Schloßkammes die Cuticularschicht der beiden Schalenbezirke ohne Grenze ineinander übergeht und sich sogar durch stärkere Dicke auszeichnet. Hier allein wird das Schalenligament gebildet, das als Verdickung eines Teiles der Schalencuticula aufzufassen ist.

Weil an den trocken in den Sammlungen aufbewahrten Muschelschalen das Ligament gewöhnlich geborsten ist, so übersieht man leicht, daß beide Schalenklappen eigentlich nicht getrennte Stücke sind, wie es auf den ersten Blick scheint, sondern die paarigen, verdickten Abschnitte eines einheitlichen Muschelgehäuses, dessen schmale, dorsomediane Zone sich von den großen lateralen Bezirken dadurch unterscheidet, daß die Ablagerung von Kalksalzen in geringerem Maße erfolgt. Man könnte vermuten, daß die Ligamentzone des einheitlichen Muschelgehäuses im Gegensatz zu den übrigen Teilen lediglich der Prismenschicht ermangelt; denn kalkige, an das Aussehen der Perlmuttersubstanz erinnernde Einlagerungen im Schalenligamente sind sicher schon allen denen aufgefallen, welche frische oder konservierte Muscheltiere aus den Schalen herausgenommen haben.

Der Schloßkamm zeigt meistens eine sehr komplizierte Modellierung, welche durch ihren negativen Abdruck in der Kalkschale, nämlich die Schloßzähne und Schloßgruben, allenthalben bekannt, aber nur von Stempell (12) bisher richtig gewürdigt wurde. Man kann unbedenklich die Terminologie Neumayrs (8) auf den Schloßkamm übertragen und von einem heterodonten, taxodonten usw. Schloßkamm sprechen.

Im Mantelrand sind paarige schmale, dem konvexen Kielrand des Scaphiums ungefähr parallel gerichtete Muskelstreifen entwickelt, deren Existenz an der Schale durch die sog. Mantellinie kenntlich

ist; jeder Streif verläuft bogen- oder hufeisenförmig mit ventral gerichteter Konvexität. Die Schließmuskeln können als angeschwollene, stark verdickte Enden dieses Muskelstreifens aufgefaßt werden. Die Muskelwülste am rechten und linken Rande des Mantelspaltes sind ein Mittel, die Weite des Mantelspaltes zu regulieren, eventuell denselben vollständig zu schließen. Ich werde daher das Muskelband der Mantellinie wegen seiner Funktion Dichtungsstreif nennen. Dichtungsstreif und Schließmuskel dienen zum Abschluß des Mantel- bzw. Schalenraumes nach außen. Doch wirken sie in verschiedener Weise. Bei wenig geöffneten Schalen kann mittels Erschlaffung der Elemente des Dichtungsstreifs, dadurch, daß sich seine freien, medialen Ränder aneinanderschmiegen, ein loser Abschluß des Mantelraumes bewirkt werden, während durch Kontraktion der Schließmuskeln der vollständige Schalenschluß erzielt wird.

Ist die Siphonalgegend zu langen, ausstreckbaren Röhren entwickelt, so sind die Muskelelemente der Siphonalretraktoren als dem Dichtungsstreif zugehörig aufzufassen. Der Abdruck des Dichtungsstreifs an der Schale, die Mantellinie, zeigt in diesem Falle einen einspringenden Winkel, die Mantelbucht.

Die Kiemen sind bei der Mehrzahl der Muscheln lateral vom Körpermassiv herabhängende und den Eingeweidesack teilweise bedeckende Körperauswüchse. Ihr Hauptentfaltungsgebiet liegt in der Buckelnische; ihre Ausdehnung stimmt im allgemeinen mit der des Körpermassivs überein. Nur ihr hinterer Bereich ragt weiter in das Scaphium hinab. Da sie dem Körpermassiv vollständig anliegen, bringen sie dessen Konvexität zum Ausdruck. Kiemen und Buckelnische stehen in engster Korrelation; reichen die Kiemen bis zur Schloßgegend, so muß ihnen die Buckelnische folgen. Während die obere Grenze der Kiemen im allgemeinen mit der dorsalen Grenze der Buckelnische übereinstimmt, gilt das nicht immer für die seitlichen Grenzen derselben.

Die Gestalt des weichen Muscheltieres ist durch seine Lebensweise verständlich. Im Gegensatz zu den Cephalopoden und Gasteropoden, deren Kopf, bzw. Fuß frei zutage liegt, fällt hier die geräumige vom dünnen Mantel umspannte Scaphialhöhle auf, in welcher der Fuß verborgen ist. Der Mantelraum des Scaphiums samt den Buckelnischen darf als ein eigenartiges Wasserreservoir betrachtet werden, das diesen Tieren unbedingt notwendig ist, weil sehr viele Arten die Gewohnheit haben, sich im Sande einzugraben und längere oder kürzere Zeit darin zu verweilen. Sie entfernen sich also ge-

wissermaßen aus dem Wasserbecken. Das ist ihnen dadurch ermöglicht, daß sie in ihrer Mantelhöhle eine gewisse Menge Wasser einschließen. So bleiben sie immer von dem feuchten Element umgeben, auch wenn sie sich in den Boden des Meeres oder der Flüsse einwühlen. Die Mantelhöhle aber wird nicht bloß mit Wasser gefüllt, sondern von einem ständigen Wasserstrom durchflossen, der den eingegrabenen Tieren Nahrung, Sauerstoff und Kalksalze zuführt. Die verschieden lang entwickelten Siphonalröhren des analen Scaphialrandes geben einen Maßstab zur Beurteilung der Tiefe, bis zu welcher jede Art in den sandigen Untergrund eindringen kann. Die Notwendigkeit der Dichtungsstreifen an beiden Mantelrändern leuchtet ohne weiteres ein, sie stauen das Wasser in der Mantelhöhle und gestatten dennoch die freie Verwendung des muskulösen Fußes, der wie eine Schaufel die Sandmassen durchschneidet und durch Kontraktion seiner Retraktoren den beschalten Körper in die Tiefe zieht. Auch die Sicherung der äußeren Körperfläche durch die Schalenklappen, sowie der zugeschärfte Rand derselben hängt mit der grabenden Lebensweise zusammen.

IV. Charakteristik der ersten Stilgruppe.

a. Cardium.

Da ich *Cardium* als Ausgangspunkt meiner Betrachtungen gewählt habe und auf seine Form viele andre meiner Analyse zugänglich gewordene Arten zurückzuführen versuchen werde, dürfte es wohl am Platze sein, seine spezifische Körperform noch eingehender zu beleuchten.

Der Nacktkörper hat ungefähr die Gestalt einer bikonvexen Linse (Taf. VII Fig. 12) von geringem Krümmungsradius; denn seine beiden Seitenflächen (Mantel) sind stark lateral konvex ausgewölbt. Doch hinkt der Vergleich insofern, als die allgemeine Linsenform in der Schloßgegend durch die vorspringenden Buckel beeinträchtigt wird. Der Kontrast zwischen dem Körpermassiv (dem soliden Abschnitt des Weichkörpers) und dem hohlen Scaphium ist sehr deutlich ausgesprochen. Die starke transversale Entfaltung des Massivs, sowie die bedeutende Höhenentwicklung der Buckelnischen (die über den Schloßkamm hinausspringen) und deren transversale Aufblähung bewirken die starke Seitenwölbung der Mantelflächen bzw. der Schalenklappen und die kräftige Ausbildung der Schalenbuckel. Die Buckelnische hat den Umriß eines annähernd gleichschenkligen

Dreiecks, das sich über der Muskellinie (m_1, m_2) als Basis erhebt und durch beträchtliche Höhe auszeichnet. Die beiden Schenkel schließen ungefähr einen rechten Winkel ein, der Buckelwinkel heißen mag, weil sein Scheitel im Buckel liegt.

Das ventrale Scaphium hat die Gestalt eines bauchigen, etwa halbmondförmig aufgekrümmten Nachens, dessen medioventraler Kiel durch den Mantelspalt zerschlissen ist. Die Mantelhöhle des Scaphiums ist sehr geräumig und zum verhältnismäßig geringen Teile vom Fuß, den Mundlappen und den Kiemen ausgefüllt. Der cylindrische Fuß ist rechtwinklig geknickt; seine Muskelhaube ist im Ruhezustande ziemlich lang, zugespitzt und ungefähr rechtwinklig gegen den Eingeweidesack abgeknickt. Vor und hinter dem Eingeweidesack ist je ein ansehnlicher Abschnitt der Mantelhöhle mit Wasser erfüllt.

Die Kiemen liegen zum weitaus größten Teil in der Buckelnische und bedecken das Körpermassiv innerhalb der Schließmuskeln. Ihre Insertionslinie folgt dem vorderen und hinteren Schenkel des Buckelnischendreiecks. Während der Ventralrand der Kiemen in der vorderen Region mit der Muskellinie fast zusammenfällt, überschreiten sie anal diese Grenze und erstrecken sich schräg nach unten hinten in den leeren Raum des Scaphiums vor den Siphonen.

Die Mundlappen entspringen hinter dem vorderen Schließmuskel als kleine, schräg nach hinten verlaufende schmaldreieckige Fortsätze. Ihre Wurzelstelle zieht längs des oralen Schenkels der Buckelnische und ventral vom vorderen Schließmuskel. Der Mantelspalt reicht oral bis zum dorsalen Rande des vorderen Schließmuskels und stößt hier direkt an den Schloßkamm; eine orale Mantelfurche ist nicht entwickelt. Hinten steigt der Mantelschlitz nur bis zu den Siphonen. Von der Mitte des hinteren Schließmuskels zieht die Mantelfurche bis zu seiner oberen Grenze. Der heterodonte Schloßkamm wird von den sich emportürmenden und gegen die Mediane eingewölbten Buckeln überragt.

b. Andre Arten.

Aus der großen Zahl der Dimyarier greife ich nur einige Arten, nämlich *Venus verrucosa*, *Cytherea Chione*, *Tapes decussatus*, *Artemis exoleta*, *Psammobia vespertina*, *Tellina nitida*, *Pectunculus bimaculatus*, *Arca Noae* und *Unio batavus* heraus, um ihre Ähnlichkeiten und Unterschiede durch den Vergleich mit *Cardium* auf einen gemeinsamen Maßstab zurückzuführen.

Für die Erkennung der bei den genannten Arten herrschenden Formverschiedenheit scheint mir die Ausdehnung der Buckelnische ein Merkmal von großer Bedeutung zu sein. Bei *Cardium* (Taf. VII Fig. 12) hat sie ungefähr die Gestalt eines hohen gleichschenkligen Dreiecks, dessen gleiche Schenkel der oralen und der analen Grenze der Buckelnische entsprechen; sie schließen einen abgerundeten, ungefähr rechten Winkel ein, dessen Scheitel der Buckel ist. Die reguläre Form der Buckelnische wird nun bei den andern Arten in verschiedener Weise modifiziert, indem bald der orale, bald der anale Schenkel verkürzt oder verlängert erscheint; die Größe des Buckelwinkels unterliegt hierbei großen Schwankungen. Je mehr sich nämlich die dorsoventrale Achse verkürzt bei steigender sagittaler Verlängerung des Körpers, desto mehr nimmt der Buckelwinkel an Größe zu und die Höhe des Buckelnischendreiecks ab. Die Größe des Buckelwinkels ist somit ein bequemes Merkmal, um die Ausdehnung und die Gestalt der Mantelnische zu charakterisieren: Er ist ungefähr ein rechter, wenn die Buckelnische einen schmalen Eingang und eine ansehnliche Höhe besitzt, er ist stumpf, wenn sie niedrig und breit ist.

Betrachten wir Formen wie *Venus*, so sehen wir die bei *Cardium* beobachteten Verhältnisse nicht stark geändert. Bei *Venus* (Taf. VII Fig. 15), deren allgemeine Körperform ja ohnedies *Cardium* ähnelt, ist der Buckelwinkel auch ungefähr ein rechter, doch erscheint der anale Schenkel verlängert, was wohl eine Streckung der postumbonalen Körperregion ausdrückt. Die Höhe der Mantelnische kommt etwa der Hälfte der dorsoventralen Achse gleich. Bei *Cytherea* (Taf. VII Fig. 11) ist der Buckelwinkel ziemlich stumpf und die auch bei *Venus* herrschende Eigentümlichkeit, daß die Insertionslinie der äußeren mehr anal liegenden Kieme nicht dem analen Schenkel des Buckelwinkels folgt, etwas deutlicher ausgesprochen. Der vordere Schließmuskel steht von der inneren Kieme weiter ab als bei *Venus* und *Cardium*; daher ist ein kleiner Mantelraum zwischen beide eingeschaltet, in den die schmalen Mundlappen hereinragen.

Bei *Mactra* (Taf. VII Fig. 16) ist eine Zunahme des Buckelwinkels wahrzunehmen bei ziemlich gleichbleibenden Schenkeln und bei abnehmender Höhe. Die Arten *Tellina*, *Psammobia* und *Unio* (Taf. VII Fig. 17, 13 und Taf. VIII Fig. 21) bieten Beispiele dafür, daß mit einer stetigen Zunahme des Buckelwinkels oder eines Schenkels desselben Abnahme der Höhenachse und Zunahme der Längsachse des Körpers Hand in Hand geht. Bei *Tellina nitida* (Taf. VII Fig. 17)

und *Psammobia vespertina* (Taf. VII Fig. 13) ist der Buckelwinkel beinahe zu einer Geraden gestreckt; die Höhe der Buckelnische beträgt nur etwa den vierten Teil der gesamten Körperhöhe. Bei *Unio* (Taf. VIII Fig. 21) entwickelt sich die Buckelnische als stark ungleichseitiges Dreieck; der vordere Schenkel ist bedeutend verkürzt, während der hintere langgezogen ist. Man vergleiche damit die gedrängte Form der Buckelnische bei *Cardium* und *Venus* (Taf. VII Fig. 12, 15).

Muscheln, deren Schalen äußerlich betrachtet (durch längliche Form und starke Abplattung) sehr ähnlich scheinen, wie *Unio* und *Tellina*, stimmen also im Bauplan des Weichkörpers durchaus nicht überein.

Die Länge der Muskellinie steht mit der Größe der Buckelnische in direktem Verhältnis. Bei *Cardium*, *Venus* und *Mactra* ist der innere Muskelabstand kleiner als die Körperhöhe, bei *Cytherea* ist er ihr ungefähr gleich, bei *Psammobia* und *Tellina* ist er größer als sie.

Wenn ich nun zusammenfasse, so kann man die Form einer Muschel durch die Größe des Buckelwinkels, durch das Längenverhältnis seiner Schenkel, durch die Länge der Muskellinie, durch die Höhe der Buckelnische genau bestimmen.

Die Kiemen entspringen zu beiden Seiten des Körpermassivs, und zwar ragen sie hauptsächlich in die Buckelnischen; ihre Insertionslinie folgt bei *Cardium* (Taf. VII Fig. 12) der Grenze der Mantelhöhle; vielfach steigen sie über die Muskellinie mehr oder weniger tief in den weiteren Teil des Scaphiums hinab. Im allgemeinen läßt sich der Satz aufstellen: Je langgestreckter die Formen sind, je mehr die Längsachse des Körpers die Höhenachse überwiegt, desto mehr überschreiten die Kiemen die Muskellinie, desto weiter reichen sie ventralwärts. Umgekehrt sind sie bei den meisten mit röhrenförmigen Siphonen begabten Arten (*Venus*, *Mactra*, *Cytherea*, *Tapes*, *Tellina*, Taf. VII Fig. 10, 11, 15, 16, 17) fast ausschließlich auf die Buckelnische beschränkt. Nur bei *Psammobia vespertina* (Taf. VII Fig. 13) biegen sie tiefer gegen den Klaffrand der Schale herab. Das gleiche gilt für *Unio*, deren Kiemen nicht bloß tiefer gegen den Mantelspalt, sondern auch weiter anal gegen den Siphonalspalt ausgedehnt sind (Taf. VIII Fig. 21).

Die enge physiologische Correlation zwischen Kiemen und Mundlappen, welch letztere für die Umkehr des die Mantelhöhle ständig durchfließenden Wasserstromes von höchster Bedeutung sind, ist auch durch anatomische Momente zu bestätigen. Die Mundlappen

sind klein und schmal bei *Cardium*, *Venus*, *Cytherea*, *Psammobia*, *Tapes* und *Unio*, dagegen breite dreieckige Fortsätze bei *Mactra* (Taf. VII Fig. 16). Bei *Tellina* (Taf. VII Fig. 17) sind sie besonders stark entfaltet, daß ihre Ausdehnung ungefähr derjenigen der Kiemen gleichkommt. Der Raum der Buckelnische wird in verschiedener Weise ausgenützt. Es läßt sich ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis zwischen Kiemen und Mundlappen erkennen. Wenn die Mundlappen unbedeutend und schmal sind (Taf. VII Fig. 12, 10, Taf. VIII Fig. 21), so erfüllen die Kiemen fast die ganze Buckelnische. Wenn dagegen die Mundlappen groß sind, wie bei *Mactra* und *Tellina*, so beanspruchen sie den größeren Teil der Buckelnische und drängen die Kiemen in den hinteren Abschnitt derselben zurück. Den extremsten Fall zeigt *Tellina* (Taf. VII Fig. 17); hier lassen sich zwei ungefähr gleiche Zonen der Buckelnische unterscheiden, ein Mundlappenraum und ein Kiemenraum.

Je höher der Weichkörper ist, desto mehr ist er transversal breit und ausgebuchtet, wie bei *Cardium*, *Venus* und *Mactra*. Formen von geringerer Höhe und stärkerer Länge sind dagegen mehr abgeplattet und lassen die elegante Seitenwölbung der eben genannten Arten in höherem oder geringerem Grade vermissen. Damit geht eine Formänderung des Scaphiums Hand in Hand. Bei *Cardium*, *Venus* und *Mactra* ist es wirklich breit und nachenförmig, bei langgestreckten Formen aber ist sein transversaler Durchmesser verschmälert.

Die Form und die Größe des Fußes weist große Schwankungen auf. Die Fußform von *Mactra* erinnert an *Cardium*, weil die fingerförmig entwickelte Muskelhaube sich rechtwinklig vom Eingeweidesack absetzt, nur daß bei *Cardium* der Fuß cylindrisch ist, während er bei *Mactra* seitlich abgeplattet und scharf bekantet ist. Bei *Tellina*, *Psammobia*, *Tapes*, *Cytherea*, *Venus* ist die Muskelhaube mehr oder weniger stark in die Länge gezogen und beilförmig gestaltet; hier verdient sie ihren Namen, da sie den Eingeweidesack wirklich haubenartig bedeckt. Feste Beziehungen zwischen Körper- und Fußform konnte ich nicht erkennen. Die Gestalt des Fußes scheint mehr von den Lebensbedingungen abhängig.

c. Längsschnitte und deren Orientierung.

Ich habe eben den Bau etlicher Muscheln dadurch anschaulich zu machen gesucht, daß ich die linke Schale und die linke Wand des Scaphiums entfernte, um so den Einblick in das Relief der

Mantelhöhle und der in sie ragenden Körperteile zu eröffnen. In Gedanken aber muß man sich die entfernten Teile zurückbringen und durchsichtig vorstellen. Man muß glauben, man schaue durch die durchsichtige Wand des Körpers, nämlich Schale und Mantel, auf die Konfiguration der Organe in der Mantelhöhle. Dann bietet die wechselnde Form der Buckelnische, bzw. des Buckelwinkels einen sicheren Maßstab, um die Körper- und Schalenform zu beurteilen. Doch auf diese Weise ist die mir gestellte anatomische Aufgabe bloß eingeleitet worden. Ein besseres Urteil über den Stilcharakter der Muscheln wird sich erst aus der Betrachtung der gesamten Anatomie, zunächst einmal von Medianschnitten ableiten lassen. Ich habe mich darum bemüht, eine große Sammlung von Längsschnittserien durch recht verschiedene Muschelarten anzulegen. In diesen ist das oben (S. 107) geschilderte Verhältnis von Körpermassiv und Scaphium sehr gut abzulesen. Wenn auch die Kiemen nicht in die Figuren eingetragen sind, so wird das Verständnis hierdurch nicht geschädigt werden, da die Seitenansichten der abgeschalten Muscheln (Taf. VII Fig. 10—17 und Taf. VIII Fig. 18—29) die Lücken der Zeichnungen leicht auszufüllen gestatten.

Beim Studium solcher Längsschnitte wird man zunächst durch die anscheinende Eintönigkeit der Schnittbilder überrascht. Doch gewährt uns längere Übung die Fähigkeit, die spezifischen Unterschiede abzulesen. Ich will mich nicht in Schilderung dieser Kleinigkeiten erschöpfen, sondern nur allgemeine Punkte hervorheben. Immer läßt sich die Muskelhaube des Fußes gut gegen den Eingeweidesack oder Fußstiel abgrenzen durch die winklige Einknickung an der oralen und das abgerundete Eck an der analen Kante. Die spezielle Gestalt der Muskelhaube, ob dünn wurmförmig, oder fingerförmig, kommt dafür nicht in Betracht. Das Körpermassiv springt (was man an den Seitenansichten nicht erkennt) oral und anal verschieden stark über den Fußstiel heraus. Die Schließmuskeln schließen entweder dicht an oder befinden sich in weiterem Abstand, so daß in manchen Fällen der Mund von ihnen verdeckt wird.

Im dorsalen Massiv liegen Leber, Magen, Herzbeutel, Herz und Niere, aber in sehr wechselnder Größenausdehnung. Besonders das Volumen von Herzbeutel und Niere unterliegt beträchtlichen Schwankungen.

Wenn man sich mit dem Vergleich der Medianschnitte und der Seitenansichten abgibt, wird die oben in historischer Darstellung behandelte Frage nach der Orientierung des Muschelkörpers wieder

brennend und erheischt unbedingt eine moderne Lösung. Man muß sich vor dem Vergleich klar darüber werden, in welche Stellung man die Bilder zu bringen hat, um sie bequem und mit Aussicht auf Erfolg zu bewerten. Ich will von vielen vergeblichen Versuchen schweigen und bloß die Anordnung begründen, welche ich den Figuren auf den Taf. VII, VIII, IX gegeben habe. Es bedarf keiner Rechtfertigung, daß ich entgegen der Meinung von Orbigny die natürliche Stellung der Tiere überhaupt nicht berücksichtige, weil morphologische und physiologische Orientierung zwei durchaus verschiedene Gesichtspunkte der zoologischen Betrachtung sind. Ich suchte vielmehr anatomisch feste Punkte, z. B. Mund, After, ferner Schließmuskeln, Magen, Herz, Niere, in eine ziemlich übereinstimmende Lage zu bringen. Dieselbe ermittelte ich durch probeweises Drehen der Längsschnittbilder, bis jene Stellung aufgefunden war, bei welcher die größte Übereinstimmung der inneren Organisation zu herrschen schien. Ich orientierte also nicht nach einem einzigen Merkmal äußerlicher Natur, wie man früher die Schalen nach dem Schloßrand gestellt hatte, sondern nach einem Komplex von vielen Merkmalen, die gegenseitig voneinander abhängig sind.

Da das Aufsuchen dieser Stellung umständlich ist und Überlegung kostet, suchte ich eine praktische Handhabe für die rasche Orientierung und glaube sie in der Verbindungslinie der Pedal- und der Visceralganglien gefunden zu haben. Als ich nämlich die Medianschnitte nach dem oben geschilderten Merkmalkomplex orientiert hatte, fiel eine merkwürdig gute Übereinstimmung im Verlauf der Ganglienlinie auf, die bei den meisten Schnitten annähernd parallel gerichtet war. Wenn es sich also darum handelt, die Muscheln rasch in eine für den morphologischen Vergleich passende Stellung zu bringen, so kann man nach der Ganglienlinie orientieren, muß aber stets im Sinne behalten, daß derselben nur der Wert eines praktischen Substitutionsmerkmales beizumessen ist. Selbstverständlich sind die Ganglienlinien und ihre beiden Endpunkte, Pedal- und Visceralganglion, gleichsinnig zu richten. Ich habe mich dafür entschieden, die Figuren auf den Tafeln so abzubilden, daß die Ganglienlinien dem seitlichen Tafelrand parallel laufen, das Pedalganglion nach unten, das Visceralganglion nach oben gerichtet ist. Auf diese Weise kommen Mund und After übereinander zu liegen, und man kann die Muschellängsschnitte einfacher mit Längsschnitten durch andre Mollusken, besonders Tintenfische, vergleichen.

Mit ein paar Worten möchte ich in Hinsicht auf die Bemerkungen von VAILLANT den Unterschied zwischen morphologischer Orientierung des Tieres und der Figur streifen.

Unter morphologischer Orientierung verstehe ich die Notwendigkeit, den Tierkörper nach Kenntnisnahme seiner Organe so zu stellen, daß die Körperachsen ein ganz bestimmtes, für jeden einzelnen Fall verbindliches Lageverhältnis zu den drei Koordinatenebenen des Raumes haben. Erst durch Erfüllung dieser Bedingung ist es möglich, den Vergleich zwischen vielen Arten mit Erfolg durchzuführen. Etwas andres aber ist die Frage, wie man die Abbildungen der Organisationsverhältnisse auf einer Tafel stellen soll. Hier kann nach meiner Ansicht der individuellen Vorliebe vollkommene Freiheit gewährt bleiben. Denn es scheint mir an und für sich gleichgültig, ob man die Hauptkoordinaten parallel dem Tafelrand oder in irgendwelcher Neigung verlaufen läßt, wenn man nur die einmal bevorzugte Anordnung für alle Fälle streng befolgt. So haben BLAINVILLE und DESHAYES die Muschelschalen morphologisch gleichsinnig orientiert, aber die Zeichnungen abweichend gestellt, DESHAYES so, daß alle Wirbel nach der Seitenkante der Tafel schauen, BLAINVILLE so, daß sie nach der Oberkante gerichtet sind. Hier ist also lediglich die Lage der Figuren auf der Tafel um 90° geändert, nicht aber ein neuer morphologischer Gedanke ausgesprochen.

Für die Analyse der Muscheln ist eine sehr genaue Untersuchung der gesamten Topographie und aller einzelnen Organe notwendig. Jedoch war es mir vorderhand nicht möglich, die Forderung zu erfüllen. Daher habe ich bloß den Darm genauerer Betrachtung unterzogen und in seinem Verlauf ein sehr interessantes Mittel zur Beurteilung der Organisation erkannt.

Ich schildere sein Verhalten zunächst bei *Cardium* (Taf. IX Fig. 34). Vom Munde (*o*), der hart hinter dem ventralen Rande des vorderen Schließmuskels (m_1) liegt, zieht die Speiseröhre (*oe*) in sanftem Bogen an der unteren Fläche des Cerebralganglions vorbei schräg nach aufwärts, um vor der Körpermitte in eine geräumige Erweiterung, den unregelmäßig geformten Magen (*Ma*) überzugehen. Derselbe setzt sich in einen geraden, sich allmählich verjüngenden und der dorsoventralen Achse des Tieres ungefähr parallel laufenden Abschnitt fort, den ich als Magenschenkel (*Ms*) bezeichnen will; die Grenze zwischen Magen und Magenschenkel ist durch eine ringförmige Einschnürung deutlich markiert. Auf den bis zum Pedalganglion reichenden Magenschenkel folgt ein rückläufiges Schaltstück, das dem Magenschenkel ungefähr parallel etwa bis zu dessen Mitte steigt, um hier nochmals umzubiegen in den letzten Hauptabschnitt des Darmes, der die charakteristische Form eines aufrechtstehenden lateinischen Buchstabens »S« hat. In seinem mittleren Verlauf zieht der »S«-Schenkel dem Magenschenkel parallel. Ventral und dorsal ist er

hakenförmig gekrümmt. Der ventrale Bogen stößt an das Schaltstück an; der dorsale Bogen durchbohrt das Herz und umläuft den hinteren Schließmuskel (m_2) zum After (a). Letzterer liegt ungefähr in der Verlängerung der Muskelachse dicht hinter dem Visceralganglion (gv). Der gesamte Darmtraktus läßt sich also in fünf getrennte Abschnitte zerlegen:

1) die Speiseröhre, 2) den Magen, 3) den Magenschenkel, 4) das rückläufige Schaltstück, 5) den »S«-Schenkel.

Bei sehr vielen Arten scheint die Differenzierung in diese fünf Abschnitte die Regel zu sein. Während sich die ersten drei Abschnitte in Form und Lage ziemlich konstant verhalten, treten bei dem Schaltstück und dem »S«-Schenkel bedeutende Veränderungen auf, die teils in einer Vereinfachung, teils in einer Komplikation bestehen. Nach diesen Gesichtspunkten können wir mehrere Untergruppen der Darmform unterscheiden:

1. *Cytherea*, *Mactra*, *Cyprina* (Taf. IX Fig. 35).

Bei diesen Arten ist das rückläufige Schaltstück zu einem mehr oder weniger komplizierten Schlingensystem ausgebildet. Die Darmschlingen liegen vor dem Magenschenkel. Das bei *Cardium* gerade verlaufende Schaltstück ist bei *Cytherea* in zwei Bogen gekrümmt, bei *Mactra* weist es noch mehr Biegungen auf, bei *Cyprina* zeigt es die stärkste Tendenz zur Schlingenbildung.

2. *Anodonta*, *Unio* (Taf. IX Fig. 39).

Wie der hintere Schenkel der Buckelnische sehr langgestreckt ist, so sind auch Niere, Herz und der Fußstiel sagittal ausgezogen. Der Magenschenkel läuft in analer Richtung. Das Schaltstück liegt nicht oral, sondern anal von ihm. Zwischen dem Schaltstück und dem S-Schenkel ist eine längere Darmstrecke eingeschoben, die einem »V« mit einem kürzeren und einem viel längeren Arm gleicht. So spiegelt sich die Form der Buckelnische auch im Verlauf des Darmes wider.

3. *Pectunculus*, *Arca*, *Chama*, *Astarte*, *Lucina* (Taf. IX Fig. 40, 37, 36).

Diese Formen zeichnen sich durch einen verhältnismäßig einfachen Darmverlauf aus. Das Schaltstück fehlt ganz. Der Magenschenkel geht ohne Einschiebung von Schlingen direkt in den »S«-Schenkel über, dessen unteres Teilstück im Vergleich zum oberen nur schwach entwickelt ist. Den extremsten Fall der Einfachheit

zeigt *Lucina*, deren Darm fast ganz gerade vom Mund zum After hinzieht. An die erste Formgruppe erinnert *Arca*, wo noch eine deutliche Neigung zur Bildung des Schaltstückes vorhanden ist.

4. Bei *Nucula* und *Leda* (Taf. IX Fig. 43, 44) sind die Darmschlingen dorsal geschoben und in der Lebergegend entwickelt. Die Speiseröhre zieht mit fast rechtwinkliger Knickung zum auffallend geräumigen Magen. Ein rückläufiger Schenkel ist nicht zu unterscheiden. Der »S«-Schenkel dagegen ist bei *Leda* ungeheuer lang und in Gestalt einer U-förmigen Schleife in der Richtung gegen den vorderen Schließmuskel vorgeschoben. Bei *Nucula* herrscht im Prinzip die gleiche Regel, nur kompliziert sich die U-Schleife des S-förmigen Abschnittes dadurch, daß sie in mehrere Windungen gekrümmt wird. So entsteht in der vorderen oberen Körperregion ein Knäuel von Darmschlingen, die paramedian und zwar rechts von der Speiseröhre liegen.

Wir sehen schon an den wenigen hier aufgeführten Beispielen, daß der Darm mannigfache Modifikationen nach der einfacheren oder komplizierteren Richtung erfährt. Der annähernd parallele Verlauf der Speiseröhre zur Ganglienlinie scheint gesetzmäßig zu sein. Bei solchen Arten, deren prä- und postumbonale Körperregion ziemlich in Formengleichgewicht stehen, und deren dorsoventrale Achse stark entwickelt ist, ist der Magenschenkel dieser parallel oder wenigstens annähernd parallel gerichtet. So klingt auch in der Darmlinie der Gedanke der Höhenentwicklung an. Je mehr nun die Entwicklung der postumbonalen Körperzone überwiegt, um so geringer wird der Winkel, welchen der Magenschenkel und mit ihm die Richtung des Darmtractus mit der Körperlängsachse bildet. Ein typischer Fall ist *Anodonta*, bei welcher der Magenschenkel schräg nach hinten gestreckt ist.

V. Charakteristik der zweiten Stilgruppe.

Nicht alle Muscheln lassen sich auf *Cardium* beziehen. Die Mannigfaltigkeit der spezifischen Gestaltung zwingt uns, einen zweiten Formtypus aufzustellen, dem hauptsächlich die Monomyarier angehören, obgleich der Besitz von zwei Schließmuskeln kein exklusives Merkmal ist.

a. Mytilus.

Die stilistische Eigenart der neuen Gruppe und ihre morphologischen Beziehungen zur ersten Gruppe wird der Leser am leichtesten verstehen, wenn ich zuerst die zweimuskelige Miesmuschel *Mytilus* erläutere (Taf. VIII Fig. 22). Ich tue das nicht aus bloßer Willkür, sondern nach reiflicher Überlegung; denn *Mytilus* zeigt spezifische, sonst nur für die Monomyarier charakteristische Formeigentümlichkeiten, die sie von der Gruppe der zum Formtypus »*Cardium*« gehörenden Arten ausschließen. Bekanntlich liegt der kleine Schalenbuckel nicht in der Mitte des Tieres, sondern am oralen Schalenrande und sogar vor dem Munde (Taf. VII Fig. 3). Der präumbonale Körperabschnitt (Lunulagegend) ist, wenn man überhaupt davon reden darf, nur als äußerst schmaler Saum um den Buckel angedeutet. Die unscheinbare Ausbildung des vorderen Körperbezirkes wird ferner durch die Tatsache bezeugt, daß vorderer Schließmuskel und Buckel direkt aneinanderstoßen. Das Körpermassiv ist dagegen anal außerordentlich in die Länge gestreckt; es gleicht einem Kahne mit scharfem gegen den Schloßrand schauenden Kiele. Die ebenfalls lange Ligamentleiste zieht vom Buckel bis zum Beginn der analen Mantelfurche. Der Mantelrand setzt hier mit einem scharfen Eck ein und ladet in einem langgestreckten Bogen anal aus. Die Mantelhöhle liegt nur unterhalb des Körpermassivs und bildet keine dorsalen Buckelnischen. Infolge der sagittalen Streckung des Körpermassivs ist der Fußstiel schmal und lang und springt im Gegensatze zu *Cardium* und seinen Verwandten ganz unbedeutend in die Mantelhöhle ein; die fingerförmige Muskelhaube ragt, einem Glockenklöppel vergleichbar, etwas vor der Mitte des Körpers in den Mantelraum. Der zwischen Muskelhaube und Mund sichtbare Abschnitt des Fußstiels ist strangartig gerundet und durch die vorderen Retraktoren des Fußes paarig aufgewulstet; der hintere Abschnitt springt wie ein schmaler Kiel mit scharfer Kante in den Mantelraum hinein; er erscheint als ein nebensächlicher Anhang des Körpermassivs, der nur von der Gonade, nicht von Darmschlingen erfüllt ist. Infolge der Längsstreckung des Fußstiels und der schwachen Ausbildung der Muskelhaube erscheint die Scaphialhöhle unterhalb des Körpermassivs als ein einheitlicher, langgezogener Raum, der keine Buckelnischen besitzt und auch nicht in Pedal- und Siphonalkammer geteilt werden kann. Der vordere Schließmuskel hat einen beträchtlichen Abstand vom Munde, daher schiebt sich die Scaphialhöhle zwischen beide ein und bildet einen präoralen

Abschnitt, der den Muscheln der ersten Gruppe fremd ist und höchstens andeutungsweise z. B. bei *Cytherea* gebildet wird. Die Kiemen erstrecken sich entlang der ventralen Grenze des Körpermassivs vom Mund bis hinter den analen Schließmuskel. Daß sie sogar längs des Muskels und noch etwas über ihn hinaus anal ziehen, ist ein für die neue Stilgruppe außerordentlich charakteristischer Zug. Vor dem oralen Rande der Kiemen ragen die Mundlappen heraus, längliche schwach sichelartig gebogene Auswüchse, die fast bis zum Mantelrande reichen und dadurch die schmale Entwicklung der Scaphialhöhle in der oralen Zone deutlich hervorheben.

Der mediane Längsschnitt (Taf. IX Fig. 38) zeigt den Kontrast zur ersten Stilgruppe: die schwache Ausbildung von Muskelhaube und Fußstiel, die Lage des Mundes auf einem Kegel und den großen präoralen Mantelraum. Besonders aber fällt der Verlauf des Darmes auf, der im Einklange mit den oben beschriebenen Eigenschaften der Gesamtkörperform ausschließlich im Massive untergebracht und fast rein sagittal gelagert ist. Der Magenschenkel erstreckt sich durch die Längsachse des Tieres, so daß er oberhalb des hinteren Schließmuskels in das lange Schaltstück umbiegt. Das letztere läuft in oraler Richtung etwa bis zur Grenze zwischen Speiseröhre und Magen und geht hier in den »S«-förmigen Schenkel über, der in flachem Bogen längs des Magens anal zieht, ungefähr in der Magenmitte sich biegt, um durch das Herz zum After zu ziehen. Der sagittale Verlauf des Magenschenkels steht im Einklange mit der starken Ausbildung der hinter der Muskelhaube des Fußes liegenden Körperzone, die auch durch die weite Entfernung des hinteren Schließmuskels vom hinteren Rückziehmuskel des Fußes kenntlich wird. Übereinstimmende Verhältnisse fand ich bei *Modiola barbata* und *Pinna nobilis*; besonders bei der Steckmuschel ist die Längsstreckung des Körpers in noch höherem Grade ausgeprägt. Der Mantel springt kolossal weit über den Schließmuskel und vergrößert so die Scaphialhöhle in ganz unerwarteter Weise postanal; auch die Kiemen dehnen sich weit über den hinteren Schließmuskel aus.

b. Avicula.

Wer nach dem Aussehen der Schalen urteilt, würde vermuten, daß das Körpermassiv sehr groß sei; aber nach Entfernung der linken Schalen- und Mantelklappe findet man im Gegenteil dasselbe auffallend klein, besonders in der dorsoventralen Achse bedeutend verkürzt. Zur Kompensation ist das Scaphium samt den Kiemen

mächtig ausgebildet. Hier begegnen wir dem ersten Beispiele dafür, daß die Größe der Schalen hauptsächlich von der Größe des Scaphiums bzw. des Mantels abhängt (Taf. VIII Fig. 24).

Während die Kiemen bei *Mytilus* ungefähr am analen Rande des Schließmuskels enden, reichen sie bei *Avicula* weit über diese Grenze und der Siphonalraum des Scaphiums dehnt sich in anal ventraler Richtung aus; damit nicht genug, dringt die Mantelhöhle auch noch an der analen Fläche des Schließmuskels empor und bildet einen dorsalen Nebenraum, der von dem hinteren Flügelfortsatz der Schale bedeckt wird. Da derselbe gegen den Schloßrand, also cardinal aufsteigt, so erinnert er in gewissem Sinne an die Buckelnische, obwohl er sich von dieser wesentlich dadurch unterscheidet, daß er in einer ganz andern Gegend (hinter dem Schließmuskel) ausgebildet ist. Eine der Regel von *Mytilus* entsprechende sagittale Streckung des Körpers in analer Richtung kommt hier nicht zum Ausdruck; im Vergleich zu dieser Art ist bei *Avicula* vielmehr eine Verkürzung zu konstatieren. Während z. B. bei *Mytilus* der Abstand des hinteren Retraktors vom hinteren Schließmuskel ziemlich groß ist, sind bei *Avicula* Retraktor und Schließmuskel dicht benachbart; daher ragen die Kiemen anal weit über den Schließmuskel, der sich ungefähr in der Mitte ihres Verlaufs befindet. Die Mantelhöhle bildet keine Seitennischen, der am Vorderende des Tieres liegende Buckel ist solide. Die Ligamentleiste ist lang ausgezogen.

Der Darm (Taf. IX Fig. 46) ist einfach. Vom Munde führt die kurze Speiseröhre ziemlich gerade in den Magen, dessen Schenkel in sagittaler, nicht in dorso-ventraler Richtung (fast parallel zur Ganglienlinie) verläuft. Das Schaltstück zieht in oraler Richtung und biegt nach kurzem Verlaufe in den »S«-förmigen Schenkel um, der dem hinteren Magenabschnitt ungefähr parallel emporsteigt und vor dem Herzen unter scharfer Knickung anal abbiegt.

c. Pecten (Taf. VIII Fig. 23).

Die Pectiniden sind durch ihre Organisation den Aviculiden nahe verwandt, daher kann ich meine Schilderung kurz fassen. Wie bei *Avicula* entwickelt sich die Mantelhöhle unter und hinter dem analen Schließmuskel, so daß ein außerordentlich großer Mantelraum halbmondförmig den hinteren Teil des Körpermassivs umfaßt. Die Kiemen dehnen sich in diesen Abschnitt der Mantelhöhle ungehindert aus, ja sie biegen sich sogar in viel höherem Grade wie bei *Avicula* gegen den Schloßrand empor.

Das Körpermassiv ist auf einen engen Raum zusammengezogen zu einer ungefähr vierseitigen Masse, welche besonders in der Gegend des Schließmuskels sehr dick transversal entfaltet ist. Der Längsschnitt erläutert wohl am besten die Eigenart der Organisation. Der Mund steht wie bei *Avicula* nahe der unbedeutend kleinen Muskelhaube des Fußes, die naturgemäß nur einen kleinen Abschnitt des vorderen Mantelraumes beansprucht. Hinter dem Fuß aber springt ein Fortsatz des Körpermassivs wie ein schmaler medianer Keil vor. In ihm sind hauptsächlich die Gonaden eingebettet.

Auch der Darm (Taf. IX Fig. 47) läßt die nahe Formverwandtschaft mit *Avicula* erkennen. Die zunächst auffallenden Unterschiede hängen mit der andern Ausbildung des Körpers zusammen, nämlich mit der schwachen Entwicklung der präumbonalen Zone (womit die ventrale Abbiegung der langen Speiseröhre harmoniert) und mit der starken Entfaltung des Eingeweidesackes unterhalb des Schließmuskels, welche eine sagittale Streckung des Schaltstückes und die Bildung einer einfachen Schlinge am Beginn des »S«-förmigen Abschnittes gestattet. Letzterer zieht an der rechten Seite des Magens fast bis zum vorderen Grenzrand des Körpers oral und dann erst rückläufig das Herz durchsetzend zum After.

d. Ostrea.

Die Auster gehört durch die allgemeine Anordnung ihrer Organe gleichfalls in den hier zu besprechenden Formenkreis, da die Mantelhöhle sich unter und hinter dem analen Schließmuskel entwickelt und die Kiemen mit halbmondförmiger Krümmung um ihn emporsteigen. Eine nahe Formverwandtschaft mit *Avicula* und *Pecten* besteht jedoch nicht. Als spezifische Eigentümlichkeit hebe ich eine am Siphonalrande des Scaphiums befindliche Querbrücke hervor, welche sich als dünner Pfeiler zwischen dem rechten und linken Mantelrand einschiebt und die morphologische Unterscheidung des Kloaken- bzw. Atemsiphos ermöglicht. Mittels dieser Brücke erkennt man, daß beide Öffnungen riesig in die Länge gezogen sind. Daher entspricht die gerade Strecke am Umrisse des Weichkörpers bzw. der Schalen dem Fußrande und dem Kloakensiphonalrande, der gebogene Abschnitt dem Atemsiphonalrande.

Wenn man die Längsschnitte (Taf. IX Fig. 38, 41) vergleicht, fällt uns die außerordentliche Ähnlichkeit des Darmverlaufes bei *Mytilus* und *Ostrea* auf. Zwischen beiden besteht bloß der Unterschied, daß

der Magenschenkel im ersten Falle über, im andern Falle unter dem analen Schließmuskel liegt. Leider ist mein Untersuchungsmaterial nicht vollständig genug gewesen, um der Formverwandtschaft näher nachzuspüren. Ich vermute, daß die Untersuchung der verschiedenen Austernarten noch viele interessante Verhältnisse aufdecken könnte.

Bekanntlich ist *Ostrea* durch den Mangel eines Pedalganglions ausgezeichnet. Wenn auch in diesem Falle die praktische Handhabe unserer Orientierung fehlt, so hindert das nicht im geringsten, an unserem Prinzip festzuhalten, da wir ja, wie schon erwähnt, einen ganzen Komplex von Merkmalen zur Orientierung benützen.

e. Gemeinsame Merkmale.

Die eben behandelten Monomyarier zeigen manche stilistisch interessante und von den für die erste Stilgruppe geschilderten Eigenschaften abweichende Züge, daß ich mit ein paar Worten darauf eingehen will. Zunächst fällt uns die andre Entfaltung der Körperabschnitte auf, nämlich das verhältnismäßig kleine Körpermassiv und das außerordentlich große Scaphium, die auch topographisch anders gelagert sind als bei Cardium. Das Hauptgewicht scheint auf die Ausbildung der hinteren Körperzone gelegt zu sein; denn der anale Schließmuskel bezeichnet den Bezirk großer transversaler Dickenentfaltung, während bei den Vertretern der ersten Stilgruppe eine zwischen den beiden Schließmuskeln und zwar unter dem Buckel liegende Region die stärkste transversale Aufblähung zeigt. Um den Buckel sind die Körperteile in einem gewissen Formengleichgewichte angeordnet, d. h. präumbonale und postumbonale Körperzone sind ungefähr gleichmäßig entwickelt. Bei den Monomyariern dagegen ist die ganze Mundzone vor dem Buckel verkürzt, die hinter ihm liegende übertrieben stark ausgebildet. Im Einklang mit der unbedeutenden Ausprägung der oralen Körperhälfte steht der Mangel des vorderen Schließmuskels, die geringe Entwicklung der in den Mantelraum median hereinragenden klöppelähnlich geformten Muskelhaube des Fußes.

In überwiegendem Grade ist dagegen das Scaphium ausgebildet, freilich nicht nur unter bzw. hinter dem Fuße, wie bei *Cardium*, sondern besonders anal und etwas dorsal, indem seine Höhle hufeisenförmig hinter dem Schließmuskel emporsteigt.

Die Unterdrückung der oralen Körperregion spricht sich auch darin aus, daß die Pedalkammer einen verhältnismäßig kleinen Ab-

schnitt des Scaphiums ausmacht. Der hinter dem Fuße folgende überaus geräumige Scaphialabschnitt entspricht der kleinen Siphonalkammer der ersten Stilgruppe. Den halbmondförmig den Schließmuskel umfassenden Teil des Scaphiums kann man als ein Mittel deuten, um die Körpergröße der Muscheln auf einer für die ganze Gruppe normalen Größe zu halten. So wird die auffallende Verkürzung des Körpermassivs wieder ausgeglichen und das Tier in analer Richtung durch Anfügen einer großen Mantelhöhle verlängert.

Was die Kiemen betrifft, so weicht ihre Lage insofern von den oben (S. 110) beobachteten Verhältnissen ab, als sie nicht auf dem Körpermassiv, sondern unter und hinter demselben liegen. Damit hängt der Mangel von Buckelnischen zusammen, die hier nicht als flache Ausläufer des Scaphiums am Körpermassiv aufsteigen.

Der Darm weist bei näherer Betrachtung dieselbe Gliederung auf wie in der ersten Stilgruppe, nur seine Lage zu den Körperachsen ist verschieden. Während bei den Formen der ersten Gruppe die annähernd parallele Richtung des Magenschenkels mit der Dorsoventralachse sich als allgemeine Regel zu erkennen gibt, zieht hier der Magenschenkel (und die mittleren Abschnitte des gesamten Darmtractus) der Sagittalachse des Körpers ziemlich parallel oder bildet nur einen sehr spitzen Winkel mit ihr und ist analwärts mächtig in die Länge gezogen; in diesem letzteren Umstand spricht sich wiederum die oben betonte, allgemeine Eigenschaft, nämlich die starke Streckung der postumbonalen Körperhälfte aus. Der Grad der Streckung der postumbonalen Zone und die Richtung des Magenschenkels stehen in einem bestimmten Verhältnis, das gesetzmäßig erscheint: Je stärker die Entfaltung der postumbonalen Zone ist, um so geringer wird die Neigung des Magenschenkels zur Sagittalachse, bis die parallele Richtung des Magenschenkels mit der Sagittalen erreicht ist. Als Beispiel zur Bestätigung dieses Satzes möge die Formenreihe: *Pecten*, *Avicula*, *Mytilus* dienen. Bei *Pecten*, wo die Streckung der hinteren Zone des Körpermassivs noch nicht übertrieben stark ist (wofür die nicht allzugroße Entfernung des analen Schließmuskels vom Magen spricht), ist der Magenschenkel schräg zur Sagittalen geneigt. Bei *Avicula*, wo die anale Streckung stärker wird, ist die Neigung geringer; schließlich bei *Mytilus*, wo der beträchtliche Abstand des hinteren Retractors vom analen Schließmuskel die stärkste Streckung erkennen läßt, läuft der Magenschenkel der Sagittalen des Körpers vollständig parallel.

VI. Aberrante Formen.

a. Lima.

Obwohl *Lima* (Taf. VIII Fig. 25, 26) fast allgemein zu den Pectiniden gerechnet wird, möchte ich für nähere Verwandtschaft dieser Art mit den Formen der ersten Stilgruppe eintreten.

Die sagittale Verkürzung des ganzes Tieres und die starke Entwicklung des hinteren Schließmuskels sind freilich Momente, welche sehr an die Pectiniden gemahnen, allein andre Eigenschaften weisen doch mehr auf den Bau von *Cardium* und seinen Verwandten hin. Das Scaphium ist verhältnismäßig geräumig, weil es weit unterhalb des Fußes herabhängt, aber ihm fehlt die große Entfaltung hinter dem Schließmuskel. Der Siphonalraum ist sogar sehr schmal und nur deshalb kenntlich, weil der Mantelspalt beim ruhig liegenden Tiere sehr weit klafft. Die Grenze der Mantelhöhle gegen das Körpermassiv ist durch eine gebogene »Λ«-förmige Winkellinie angedeutet. Längs des oralen Schenkels derselben entspringen die Mundlappen, längs des analen Schenkels die Kiemen. Man kann die Winkellinie mit einem gewissen Rechte als den Umriß einer freilich unbedeutenden Mantelnische betrachten, dieselbe dringt jedoch nicht bis zum Buckel vor und wird keine Buckelnische, weil die Buckelzone vollständig solide und von der Leber ausgefüllt ist. Die Kiemen entfalten sich zu beiden Seiten des Körpermassivs und des hinteren Schließmuskels, nicht unter diesem Teil, wie bei den Monomyariern.

An *Pecten* erinnern folgende Eigenschaften: der Eingeweidesack ragt in die Höhle des Scaphiums wie eine schmale transversal komprimierte Nase und die Muskelhaube hebt sich als fingerförmiger Fortsatz von ihm ab. Der Dichtungswulst springt als eine ziemlich breite Randkulisse in die Mantelhöhle vor und zeigt besonders im hinteren Ende eine starke Verbreiterung, welche medial zwischen Kiemen und Eingeweidesack tief in die Mantelhöhle einragt. Jedoch möchte ich diese Merkmale als analog, als Ausdruck der Schwimmfähigkeit einschätzen und den Wert der an *Cardium* gemahnenden Eigenschaften höher anschlagen. Der Umstand, daß das Lebermagenmassiv mächtig nach den Seiten vorspringt und kräftige, solide Buckel bildet, die durch eine tief einschneidende, breite Talfurche getrennt sind, spricht mehr für die Einreihung in die erste Stilgruppe. *Lima* fällt schon deshalb aus der Reihe der übrigen Monomyarier heraus, weil die Streckung der hinteren Körperzone fehlt, dagegen die orale Zone mächtig entfaltet ist. Der Darmverlauf zeigt diese Verhält-

nisse sehr deutlich. Für die orale Streckung spricht die überaus langgezogene Speiseröhre, für die anale Kürzung die Richtung des Magenschenkels, der nicht nur nicht, wie bei den übrigen Monomyariern, analwärts der Sagittalen annähernd parallel gerichtet ist, sondern sogar eine entschiedene Neigung oralwärts aufweist; für die Verkürzung der postumbonalen Zone zeugt auch der Umstand, daß Magen und analer Schließmuskel sich in dichtester Nachbarschaft befinden. Ein Blick auf die Tafel (Taf. IX Fig. 34, 42) wird die überraschende Ähnlichkeit von *Lima* und *Cardium* beweisen.

b. Hippopus.

Durch die gütige Vermittlung des Herrn Dr. P. N. van Kampen in Batavia gelangte das zoologische Institut Erlangen in den Besitz einer Anzahl gut konservierter Exemplare von *Hippopus maculatus* und *Tridacna elongata* und ich hatte noch das Glück, kurz vor dem Abschluß meiner Studien einige zu secieren und so aus eigener Anschauung den Bau dieser seltenen Tiere kennen zu lernen. Ein weiteres Exemplar, das wegen seiner Größe nur für eine unvollständige Längsschnittserie verwendet werden konnte, verdanke ich dem gütigen Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. Doflein, Konservators der zoologischen Staatssammlung in München.

Ich begrüßte die gute Gelegenheit mit besonderer Freude, weil die Schilderung und Deutung des Weichkörpers von *Tridacna*, welche K. Grobben (4) gegeben und A. Lang (6) im Lehrbuch der vergleichenden Anatomie wiederholt hatte, mir nicht recht verständlich schien. Der eigene Augenschein hat mich nun zu einer andern Ansicht bestimmt. Ich führe zunächst aus der Abhandlung von Grobben die zum Verständnis seiner Meinung notwendigen Sätze an:

S. 433. »Innerhalb der Schalen, welche beim ersten Anblick nach vorn und hinten vom Umbo wie die Schalen andrer Lamellibranchier gebildet zu sein scheinen, hat das Tier, was keinem der bisherigen Beobachter entgangen ist, eine ganz eigentümliche Lage. Der Eingeweidesack liegt hinter dem Umbo und erstreckt sich bogenförmig nach vorn und ventralwärts, sich dabei allmählich verschmälernd. Die Mundöffnung liegt dorsal hinter dem Umbo, die Afteröffnung ventral vom hinteren Adductor. Der Fuß scheint nach der Dorsalseite gekehrt. Die beiden Lappen des Mantels sind bis auf drei Öffnungen vollständig miteinander verwachsen. Die größte dieser Öffnungen ist der Fußschlitz zum Durchtritt des Fußes. Derselbe liegt vor dem Umbo und ist nach oben gekehrt; ihm entspricht der klaffende Schalenteil. Als zweitgrößte Öffnung erscheint die nach unten und vorn gekehrte Einströmungsöffnung. Die kleinste Öffnung ist die nach unten gerichtete Ausströmungsöffnung.

Der zwischen dem Körper und dem Mantellappen gelegene Mantelraum

wird durch eine Scheidewand in einen oberen (Einströmungs-) und unteren (Ausströmungs-)Abschnitt geschieden. Diese Scheidewand kommt dadurch zustande, daß die beiden Kiemen einerseits vor dem Fuße durch eine breite Membran untereinander vereinigt, und weiter nach hinten an den Fuß bzw. den Eingeweidesack mittels dieser Membran angewachsen sind, anderseits mit der Seite des Körpers verwachsen erscheinen. Vorn schließt diese Scheidewand an den Vorderrand der Verwachsungsstelle des Mantels zwischen Einströmungs- und Ausströmungsabschnitt an; die mediale und seitliche Verwachsungslinie zieht von hier gegen die Mundlappen wie bei andern Lamellibranchiern. Offenbar im Zusammenhang mit der eingetretenen Drehung des Eingeweidesackes ist jedoch diese Verwachsungslinie mit den Kiemen, andern Lamellibranchiaten gegenüber, weit gegen den Fuß hin verschoben, indem der Eingeweidesack zwischen den Kiemen nach hinten und unten gleichsam vorgedrängt erscheint. Durch diese eingetretenen Verschiebungen entsteht ein tiefer, lateraler Nebenraum der Mantelhöhle, welcher sich längs der Kiemen seitlich am Eingeweidesack hinaufzieht und an seinem oberen Ende mit einer blind geschlossenen Bucht endigt.

Zufolge der Drehung des Eingeweidesackes hat auch der unterhalb der Kiemen gelegene Teil der Mantelhöhle (Ausströmungsabschnitt) eine bedeutende Längenausdehnung erfahren, und zwar jene Partie desselben, welche unterhalb vom Schalenschließer gelegen ist und die bei andern Lamellibranchiern, wie bei den verwandten Cardien, dorsal vom hinteren Adductor liegt, sich jedoch nicht über denselben hinaus nach vorn ausdehnt. Diese Partie erscheint bei *Tridacna* als tiefe, um den ganzen Eingeweidesack sich hinaufziehende Ausbuchtung.«

Die bisher gegebene Orientierung des Körpers erscheint ihm nicht zutreffend.

»Bei Woodward und Vaillant finden wir die Tridacniden in der Weise Blainvilles orientiert, daß der Umbo der Schale nach oben zu liegen kommt und die oberste Spitze des Körpers bezeichnet, der Schloßrand schräg nach hinten abfällt, der klaffende Schalenrand nach unten gekehrt erscheint. Von dieser in der Regel geübten Orientierung weicht nur jene Pelseneers ab. Pelseneer orientiert die *Tridacna* derart, daß der Umbo der Schale nach vorn gerichtet erscheint, der Schloßrand nach aufwärts aufsteigt und der gezackte Schalenrand nach hinten sieht.

Schon bei der früher von den meisten Autoren gegebenen Orientierung des Körpers ergibt sich, daß das Tier von *Tridacna* im Vergleiche mit den übrigen Lamellibranchiaten eine weitgehende Lageveränderung erfahren hat. Der vordere Teil des Körpers ist verkürzt und kommt sogar hinter dem Umbo der Schale zu liegen, der hintere Abschnitt desselben ist nach vorn und unten gedreht, so daß die Afteröffnung und Einströmungsöffnung des Mantels nach vorn sehen. Aus dem Verlaufe der Kiemen ist am deutlichsten die eigentümliche Lageveränderung des Tieres zu erkennen.

Unter Berücksichtigung der eingetretenen Lageveränderung scheint mir jene Orientierung des Tieres die richtigste zu sein, bei welcher der Schloßrand der Schale horizontal oder annähernd horizontal gerichtet wird. Es geht bei dieser Art der Orientierung auch am klarsten die Verschiebung des Eingeweidesackes nach hinten, sowie die Drehung desselben nach vorn und unten hervor. In dieser Weise sind auch die beigegebenen Abbildungen orientiert.«

Mir scheint nun der Gedanke, daß der Weichkörper einer Muschel innerhalb der Schale eine weitgehende Lageveränderung erfahren hat, naturwidrig und nicht notwendig. Denn ich halte die Schalen für einen integrierenden Bestandteil des Tieres, der mit dem Mantel, dem Schloßkamm, den Schließmuskeln, dem Dichtungsstreifen untrennbar verbunden ist, so daß der Weichkörper seine Lage innerhalb der Schalen unmöglich ändern kann. Man darf sich eben durch das unerwartete Verhältnis zwischen Schalenform und Topographie der Organe bei *Tridacna* und *Hippopus* nicht verblüffen lassen und muß zugleich mit der Schale den Weichkörper, am besten an einem Medianschnitt (Taf. IX Fig. 45 und Taf. VIII Fig. 29) und an einem zur Hälfte ausgelösten Tier studieren. Dann erkennt man, daß das Scaphium ungemein stark entwickelt und das Körpermassiv statt sagittal transversal breit ist.

Die geräumige Mantelhöhle erinnert zunächst an die Verhältnisse bei *Avicula* und *Pecten*, aber bei genauerem Zusehen fallen doch wieder Unterschiede auf. Ganz besonders kommt hier in Betracht, daß die Mantelhöhle nicht hinter dem analen Schließmuskel, sondern unter dem Körpermassiv entwickelt ist. Auch die Kiemen dehnen sich nicht in die Mantelhöhle aus. Sie bilden bloß niedrige Wülste zu beiden Seiten des Körpermassivs und hören unterhalb des einzigen analen Schließmuskels auf. Eigentümlich ist ferner der weite Nebenraum der Mantelhöhle, welcher hinter dem Schließmuskel längs des Herzbeutels bis zur Schloßleiste emporsteigt. Zur Umfassung der weiten Mantelhöhle ist die Scaphialwand selbstverständlich mächtig ausgedehnt. Daher tritt gegen den hohlen Abschnitt das eigentliche Körpermassiv ebenso unscheinbar zurück, wie z. B. bei *Pecten*, mit welcher Art die allgemeine Anordnung der Organe übrigens eine sehr große Ähnlichkeit besitzt, wovon ein Blick auf die Tafel (Taf. IX Fig. 45, 47) überzeugt. Die auffallende Übereinstimmung in der Richtung der Speiseröhre, in der Lage von Magen, Herz, Niere, After zeigt, daß sich *Tridacna* zwanglos in den Rahmen meiner Orientierung einfügt, und daß es bei weitem nicht das abnorm gestaltete absonderliche Tier ist, für das es bisher gehalten wurde.

Der Längsschnitt (Taf. IX Fig. 45) zeigt die ungleichmäßige Ausbildung der Körperzonen sehr deutlich. Während man sonst gewohnt ist, den freien Klaffrand der Schale unterhalb des Fußes in einer gekrümmten Bogenlinie ausgebildet zu sehen, ist hier dieser Rand ziemlich gerade ausgezogen und der größere, stärker ge-

krümmte Abschnitt des Schalenrandes entspricht lediglich dem Siphonalabschnitt, der hier eine ungeheure Ausdehnung angenommen hat. Zum Beweis braucht man bloß den Teil des Mantelrandes anzuschauen, welcher dem gebogenen Schalenrand anliegt (Taf. VIII Fig. 28), dann sieht man an diesem die beiden Öffnungen des Atem- und Kloakensiphos. Also kann dieser Abschnitt gar nichts anderes, als der Siphonalabschnitt des Scaphiums sein. Der Fußabschnitt ist durch die dritte Öffnung gekennzeichnet, welche den Austritt des Fußes gestattet.

Statt einer Lageveränderung des Weichkörpers kann ich lediglich eine Formverschiedenheit desselben gegenüber andern Muschelarten konstatieren (Taf. IX Fig. 45). Das Körpermassiv und das Scaphium ist abweichend von allen andern oben studierten Beispielen (Taf. IX Fig. 34—47) gestaltet. Die Scaphialhöhle ist hauptsächlich unter dem Massiv, nicht hinter dem Schließmuskel entwickelt und der Siphonalrand des Scaphiums ist ungeheuer ausgedehnt, so daß Kloaken- und Atemsipho viel weiter voneinander entfernt stehen, als es sonst die Regel ist.

VII. Schlußwort.

Zum Schlusse will ich das Ziel und Resultat meiner Arbeit kurz beleuchten. Es ist nicht mehr nötig, den Fehler der älteren Versuche hervorzuheben, welche die Muscheln nach physiologischen Gesichtspunkten orientierten und mittels eines Hauptmerkmales — sei es nun die Zahl der Muskeln, die Form des Fußes, die Struktur des Schlosses oder die Beschaffenheit der Kiemen — größere Verwandtschaftsgruppen bildeten; denn über diese ersten Anfänge sind wir längst hinausgeschritten. Ich glaube aber gezeigt zu haben, daß auch die ausschließliche Beschäftigung mit den leeren Kalkschalen oder ihrem Schlosse — wenigstens soweit man sie zu systematischen Begriffen ausnützen will — der Vergangenheit angehören und höchstens im Kreise der sammelnden Liebhaber noch eine Rolle spielen wird. Die starren Muschelklappen gewinnen erst eine verständliche und wissenschaftlich interessante Sprache, wenn man den Weichkörper benützt, um ihre gemeinsamen Eigenschaften aufzusuchen. Bei unsern morphologischen Studien handelte es sich nicht darum, die Gestalt der Muschelschalen zu erfassen — das haben tüchtige Beobachter vor Jahrzehnten ausgiebig besorgt —, sondern den Wert der Formmerkmale durch vergleichende Betrachtung

zu messen. Hier kann allein das Studium des Weichkörpers vorwärts führen. Während unser Auge haltlos über die Schalenfläche und den Schalenrand hingleitet, bietet die Kielzone des Scaphiums genug Ruhepunkte, von welchen aus man den Vergleich ziehen kann. Aber es wäre einseitig, nur auf diesen marginalen Merkmalen zu fußen. Wenn man einmal anfängt, die Weichteile zur morphologischen Deutung der Schalenform auszunützen, so muß man ganze Arbeit tun und die gesamte Organisation der Muscheln ins Auge fassen. Nach meinem Ermessen ist die einheitliche Vorstellung, welche ich auf den Rat und mit Hilfe meines verehrten Lehrers, Professors Fleischmann, im dritten Kapitel entwickelte, fruchtbar gewesen. Die Form und Größe des Scaphiums, der Buckelnische, die Topographie der Kiemen, Mundlappen, der Siphonalgegend, des Darmes haben sich als guter Maßstab zur Beurteilung der Körperform und damit auch ihres äußeren Kalkabgusses, der Schalen, erwiesen. Ich konnte wahrscheinlich machen, daß mit dem hergebrachten Satze: »Schloß = Schloß« und »Schalenrand = Schalenrand« vollständig gebrochen werden muß. Schloßkamm, Buckel und Mantelrand sind nicht direkt homolog, sondern Teile des Weichkörpers, welche in sehr verschiedener Lage, Richtung und Ausdehnung entwickelt werden.

Ich bin mir freilich zu meinem eignen Leidwesen wohl bewußt, daß ich die Lösung der mir gestellten Aufgabe bloß angebahnt habe. Umfangreiche Untersuchungen werden später einmal Klarheit schaffen. Dazu ist ein reichhaltigeres Material erforderlich, als uns zu erhalten möglich gewesen ist. Die Stationen auf Helgoland und in Neapel haben zwar die dort einheimischen Arten in gut konservierten Exemplaren und in der bestellten Menge geliefert, jedoch unsre Hoffnung, von den tropischen Formen ausreichend viele Tiere zu erwerben, hat sich nicht erfüllt. So bleibt andern noch genug Arbeit übrig, wie ja überhaupt jede Aufgabe sich erweitert, sobald die ersten Fragestellungen erledigt sind. Ich bescheide mich mit dem Gedanken, daß ich einen neuen Weg der Betrachtung zeigen durfte, und hoffe, daß andre ihn mit Erfolg beschreiten.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Fleischmann für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die unermüdliche Unterstützung, die er mir angedeihen ließ, meinen herzlichsten Dank zu sagen. Auch Herr Privatdozent Dr. E. Zander, dessen wertvoller Hilfe auf technischem Gebiete ich mich erfreuen durfte, hat mich

zu großem Danke verpflichtet, desgleichen Herr Prof. Dr. Doflein, Konservator der zoologischen Staatssammlung in München, dem ich die liebenswürdige leihweise Überlassung einer Reihe prächtiger Exemplare von Muschelschalen verdanke.

Literaturverzeichnis.

1) H. M. Ducrotay de Blainville, Manuel de Malacologie et de Conchyliologie. Paris 1825—1827.
2) H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Bd. III. I. Abth.: Kopflose Weichthiere. Leipzig und Heidelberg 1862. S. 327.
3) M. G. P. Deshayes in Georges Cuviers »Le règne animal«. Les Mollusques.
4) K. Grobben, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Tridacniden. Denkschr. der kais. Akademie der Wiss. Wien. Math.-nat. Klasse. Bd. LXV. 1898.
5) Lacaze-Duthiers, Mémoire sur l'organisation de l'Anomie. Annal. d. scienc. nat. IV. sér. Tom. II. 1854.
6) A. Lang, Vergleichende Anatomie. 2. Aufl. Bd. III. I. Lief. Mollusca. 1900.
7) K. v. Linné, Systema naturae. Tom. I. Pars II. pag. 1070.
8) M. Neumayr, Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Denkschr. der kais. Akademie der Wiss. Wien. Math.-nat. Klasse. Bd. LVIII. 1891.
9) Alcide d'Orbigny, Quelques considérations sur la station normale comparative des Animaux Mollusques Bivalves. Annal. d. scienc. nat. II. sér. Tom. XIX.
10) P. Pelseneer, Introduction à l'étude des Mollusques. Annal. d. la société malacologique de Belgique. Tom. XXVII (IV. sér. Tom. VII). 1892.
11) Pictet, Traité de Paléontologie. Tom. III. Paris 1853—1857.
12) W. Stempell, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zoolog. Jahrbücher. Supplement 4. 1898.
13) L. Vaillant, Recherches sur la famille des Tridacnidés. Annal. d. scienc. nat. V. sér. Tom. IV. 1865.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII—IX.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

a After,	*gp* Ganglion pedale,	*ks* Kloakensipho,
as Atemsipho,	*gv* Ganglion viscerale,	*l* Mundlappen,
c Herz,	k_1 innere Kieme,	m_1 oraler Schließmuskel,
gc Ganglion cerebrale,	k_2 äußere Kieme,	m_2 analer Schließmuskel,

Ma Magen,
mf Mantelfurche,
Ms Magenschenkel,
ms Mantelschlitz,
n Niere,
o Mund,
oe Speiseröhre,
rz hinterer Rückziehmuskel des Fußes,
sk Schloßkamm.

Tafel VII.

Fig. 1—9. Seitenansichten der Schalen verschiedener Arten.

Fig. 1. *Cytherea Chione.* (4/5.)
Fig. 2. *Arca barbata.* (4/5.)
Fig. 3. *Mytilus edulis.* 4/5.)
Fig. 4. *Pinna nobilis.* (4/5.)
Fig. 5. *Cardium edule.* (3/5.)
Fig. 6. *Cardium cardissa.* (3/5.)
Fig. 7. *Pecten jacobaeus.* (4/5.)
Fig. 8. *Tridacna squamosa.* (4/5.)
Fig. 9. *Hippopus maculatus.* (4/5.)

Fig. 10—17. Linke Seitenansicht verschiedener Muschelarten, deren linke Schale und linker Mantellappen entfernt wurde.

Fig. 10. *Tapes decussatus.* (1/1.)
Fig. 11. *Cytherea Chione.* (1/1.)
Fig. 12. *Cardium tuberculatum.* (1/1.)
Fig. 13. *Psammobia vespertina.* (1/1.)
Fig. 14. *Artemis exoleta.* (1/1.)
Fig. 15. *Venus verrucosa.* (1/1.)
Fig. 16. *Mactra stultorum.* (1/1.)
Fig. 17. *Tellina nitida.* (1/1.)

Tafel VIII.

Fig. 18. Schloßkamm von *Cytherea Chione.* (1/1.)

Fig. 19—25. Linke Seitenansicht verschiedener Muschelarten, deren linke Schale und linker Mantellappen entfernt wurde.

Fig. 19. *Arca barbata.* 1/1.
Fig. 20. *Pectunculus bimaculatus.* (1/1.)
Fig. 21. *Unio batavus.* (1/1).
Fig. 22. *Mytilus edulis.* (1/1.)
Fig. 23. *Pecten jacobaeus.* (1/1.)
Fig. 24. *Avicula hirundo.* (1/1.)
Fig. 25. *Lima hians.* 1/1.)
Fig. 26. *Lima hians*, von der Siphonalseite gesehen. (1/1.)
Fig. 27. *Hippopus maculatus*, ohne Schalen.
Fig. 28. *Tridacna squamosa*, Siphonalgegend. (1/1.)
Fig. 29. Medianschnitt durch *Hippopus maculatus.* (1/1.)
Fig. 30—33. Vier verschiedene Schalen (Innenansicht) in der neuen Orientierung.
Fig. 30. *Anomalocardia scapha.* (1/1.)
Fig. 31. *Lima squamosa.* (1/1.)
Fig. 32. *Pecten jacobaeus.* (1/1.)
Fig. 33. *Tridacna squamosa.* (1/1.)

Tafel IX.

Fig. 34—47. Ideale Längsschnitte durch den Weichkörper verschiedener Muschelarten.

Fig. 34. *Cardium papillosum.* (10/1.)
Fig. 35. *Cytherea rudis.* (7/1.)
Fig. 36. *Lucina lactea.* (6/1.)
Fig. 37. *Astarte fusca.* (5/1.)
Fig. 38. *Mytilus edulis.* (5/1.)
Fig. 39. *Anodonta cellensis.* (8/1.)
Fig. 40. *Pectunculus bimaculatus.* (5/1.)
Fig. 41. *Ostrea plicata.* (7/1.)
Fig. 42. *Lima hians.* (4/1.)
Fig. 43. *Nucula nucleus.* (6/1.)
Fig. 44. *Leda commutata.* (7/1.)
Fig. 45. *Tridacna squamosa.* (1/1.)
Fig. 46. *Avicula hirundo.* (10/1.)
Fig. 47. *Pecten opercularis.* (6/1.)

Curriculum vitae.

Ich, RICHARD SCHWARZ, wurde am 7. Oktober 1884 in Wien geboren als Sohn des Realitätenbesitzers RICHARD SCHWARZ und seiner Gemahlin MARIE SCHWARZ, geb. SCHNITZLEIN. Nach der Übersiedlung meiner Eltern nach München besuchte ich 4 Jahre die Volksschule, 9 Jahre das humanistische Gymnasium, das ich im Juli 1903 absolvierte. Seit dem Jahre 1898 bin ich bayrischer Staatsangehöriger. Im Herbst 1903 bezog ich die Universität Erlangen, wo ich nach $2^1/_2$jährigem medizinischen Studium die ärztliche Vorprüfung ablegte. Nachdem ich mich schon während dieser Zeit mit dem Studium der Zoologie beschäftigt und im hiesigen zoologischen Institut praktisch gearbeitet hatte, widmete ich mich nun ausschließlich der Zoologie und fertigte unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. FLEISCHMANN im zoologischen Institut Erlangen die vorliegende Arbeit.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.